

EFFET DE LA CHASSE AUX TROPHÉES SUR LE COMPORTEMENT DE PRISE DE
RISQUE DES BÉLIERS D'UNE POPULATION SAUVAGE DE MOUFLONS
D'AMÉRIQUE (*OVIS CANADENSIS*)

Par

Pier-Olivier Cusson

Mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, Janvier 2020

Le 7 janvier 2020

*le jury a accepté le mémoire de Monsieur Pier-Olivier Cusson
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeure Fanie Pelletier
Directrice de recherche
Département de biologie

Professeur Marco Festa-Bianchet
Évaluateur interne
Département de biologie

Professeur Dany Garant
Président-rapporteur
Département de biologie

SOMMAIRE

Les humains exploitent les animaux sauvages depuis des milliers d'années. De récentes études indiquent cependant que l'exploitation humaine est sélective et peut causer une pression de sélection menant à des changements écologiques et évolutifs dans les populations exploitées. Les réponses à cette pression de sélection sont bien connues pour les traits morphologiques et d'histoire de vie, mais on a accordé moins d'attention à la sélection sur des traits comportementaux, en particulier dans les systèmes terrestres.

Mon projet visait donc à évaluer si la chasse aux trophées d'une population sauvage de mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*) entraînait une sélection sur le comportement des béliers. Pour ce faire, j'ai utilisé les données du programme de suivi à long terme de la population de mouflons d'Amérique de Ram Mountain, Alberta. J'ai d'abord vérifié si les béliers de cette population différaient de façon constante dans leur comportement de prise de risques et dans leur croissance des cornes et j'ai mesuré les corrélations entre ces deux traits. J'ai ensuite exploré le mécanisme causal qui régit les associations entre le comportement et la croissance et examiné comment cela affecte la disponibilité des béliers aux chasseurs. Enfin, j'ai évalué si le comportement de prise de risques affectait la survie avant et durant la récolte par la chasse aux trophées.

Mes résultats montrent que les béliers présentaient des différences constantes en comportement et en croissance et que la prise de risques était associée à une croissance plus rapide des cornes. En retour, les mâles à croissance rapide devenaient légaux plus rapidement et pouvaient donc être abattus légalement par les chasseurs à un plus jeune âge. Pourtant, si la survie en bas âge était plus élevée chez les mâles plus téméraires, il n'y avait pas d'effet évident du comportement sur la survie des béliers plus tard dans leur vie et ce qu'ils soient morts de façon naturelle ou par la chasse. L'analyse du lien causal entre le comportement et la croissance des cornes a permis

de montrer que la prise de risques n'était qu'en partie responsable de croissance et qu'un ou plusieurs autres facteurs pouvaient causer la corrélation positive entre ces deux variables. Ceci pourrait expliquer en partie pourquoi je n'ai trouvé aucune évidence de sélection sur le comportement induite par l'exploitation de cette population malgré des corrélations positives entre la prise de risques, la croissance des cornes et la disponibilité des béliers aux chasseurs.

Ce projet a permis l'avancement de principes fondamentaux en écologie animale, comportementale et évolutive en montrant entre autres que non seulement des différences répétables en comportement individuel pouvaient exister dans une population sauvage de grands mammifères terrestres, mais aussi que ces différences pouvaient être liées à des traits d'histoire de vie comme la croissance et la survie début de vie. Le projet souligne aussi la difficulté de faire des prédictions générales sur la sélection induite par la récolte sélective en montrant notamment comment des corrélations entre des traits phénotypiques peuvent créer des fausses impressions de sélection. Par son approche intégrative unique, le projet illustre aussi comment la combinaison de méthodes statistiques variées et l'utilisation d'analyses causales pourrait offrir une piste de solution pour permettre de mieux comprendre le potentiel de l'exploitation humaine à sélectionner sur le comportement de populations sauvages.

Mots clés : chasse aux trophées, exploitation humaine, hardiesse, mouflon d'Amérique, personnalité animale, sélection artificielle

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier ma directrice, Pre Fanie Pelletier. Merci de m'avoir offert cette opportunité unique et de m'avoir accordé ta confiance. Merci de m'avoir toujours accueilli dans ton bureau pour tous ces « p'tits 15 minutes pour des questions » qui se transformaient souvent en longues discussions. Tes encouragements et tes conseils ont grandement contribué à rendre agréable cette aventure qu'est la maîtrise. Merci aussi au Pr Marco Festa-Bianchet pour ton support et tes conseils. Merci d'avoir répondu à toutes mes demandes et courriels à une vitesse impressionnante. Merci également au Pr Dany Garant. Tes commentaires et suggestions lors des réunions de comité ont grandement contribué à l'avancement et à la qualité de mon projet.

Merci à tous les membres du labo Pelletier mais aussi des labos Festa-Bianchet, Garant et Bélisle pour votre support académique, statistique et moral. Un merci particulier à Nadine, Benjamin et Mathias pour tous ces moments inoubliables passés en votre compagnie sur notre petit bout de paradis qu'est Ram Mountain. Merci à Chiarastella Feder pour ton hospitalité légendaire et à Jon Jorgenson le « sheep whisperer » son aide sur le terrain. Vous contribuez grandement au bon déroulement de projet de Ram. Merci également à Alberta Fish and Wildlife d'avoir lancé le projet et pour le support logistique continu. Merci également à tous les étudiants, stagiaires et autres « sheep trappers » qui ont capturé, traîné, pesé et mesuré des mouflons lors des 44 dernières années. Merci à ma famille pour leur soutien constant tout au long de mon mémoire même s'il « ne comprenait pas trop ce que je faisais sur une montagne au milieu de nulle part à étudier des mouflons ». Un merci particulier à ma copine, Audrey-Ann, de m'avoir soutenu et d'être restée compréhensive malgré les mois d'absence.

Finalement, je tiens à remercier le CRSNG, le FQRNT et l'ACA pour leur soutien financier et sans qui le projet de Ram Mountain et mon mémoire n'auraient pu être possibles.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	iv
REMERCIEMENTS	vi
LISTE DES ABRÉVIATIONS	x
LISTE DES TABLEAUX	xi
LISTE DES FIGURES	xii
CHAPITRE 1.....	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Activités anthropiques	1
1.2 Exploitation de populations sauvages.....	1
1.3 Sélection sur les traits morphologiques	4
1.4 Sélection sur les traits comportementaux	4
1.5 Phénotypes intégrés et conséquences sur la sélection.....	7
1.6 Objectifs et importance du projet.....	9
1.7 Système d'étude.....	11
1.7.1 Le mouflon d'Amérique.....	11
1.7.2 Croissance et reproduction	11
1.7.3 Chasse aux trophées	12
1.7.4 La population de Ram Mountain.....	14
CHAPITRE 2.....	17
LIENS ENTRE COMPORTEMENT, CROISSANCE ET VULNÉRABILITÉ À LA CHASSE CHEZ UNE POPULATION SAUVAGE DE MOUFLONS D'AMÉRIQUE	17

2.1 Description de l'article et contribution	17
2.2 Abstract	18
2.3 Introduction.....	20
2.4 Material and Methods	23
2.4.1 Study system.....	23
2.4.2 Data collection.....	24
2.4.3 Repeatability	25
2.4.4 Missing annuli	25
2.4.5 Trappability index	26
2.4.6 Linking behaviour and horn growth.....	27
2.4.7 Causal mechanism	27
2.4.8 Linking behaviour and survival.....	29
2.5 Results.....	30
2.5.1 Repeatability	30
2.5.2 Linking behaviour and growth	30
2.5.3 Causal mechanism	33
2.5.4 Linking behaviour and survival.....	35
2.6 Discussion	36
2.7 Acknowledgements.....	42
2.8 Authors' Contributions	42
2.9 Data Availability Statement.....	42
2.10 References.....	43
2.11 Supporting information.....	51

CHAPITRE 3.....	56
DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION	56
3.1 Retour sur les résultats	56
3.2 Discussion générale	57
3.3 Perspectives futures	59
3.4 Conclusion	61
BIBLIOGRAPHIE	63

LISTE DES ABRÉVIATIONS

AIC	Critère d'information d'Akaike (<i>Aikaike Information Criterion</i>)
AICc	Critère d'information d'Akaike corrigé (<i>Aikaike Information Criterion corrected</i>)
CI	Intervalle de confiance (<i>Confidence Interval</i>)
DAG	En théorie des graphes, un graphe orienté acyclique (<i>Directed acyclic graph</i>)
Df	Degrés de liberté (<i>Degrees of Freedom</i>)
GLMs	Modèles linéaires généralisés (<i>Generalized Linear Models</i>)
GIMMs	Modèles linéaires mixtes généralisés (<i>Generalized Linear Mixed-effects Models</i>)
LMM	Modèles linéaires mixtes (<i>Linear Mixed-effects Models</i>)
s.e.	Erreur standard (<i>standard error</i>)
s.d.	Écart-type (<i>standard deviation</i>)

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1	Annual and cumulative horn growth of bighorn sheep males aged 1 to 4 years at Ram Mountain, Alberta, Canada.....	31
Table 2.2	Selected models describing annual and cumulative horn growth of bighorn sheep males aged 1 to 4 years old at Ram Mountain, Alberta, Canada.....	32
Table 2.3	Directed Acyclic Graphs (DAGs) selection table for three causal hypotheses linking early-life population density, risk-taking behaviour and horn growth to legal status of 6-year-old bighorn sheep males at Ram Mountain, Alberta, Canada.	34
Table 2.4	Models linking risk-taking behaviour and survival of bighorn sheep males on Ram Mountain, Alberta, Canada.....	37
Table S2.1	Models describing annual horn growth of male bighorn sheep aged 1 to 4 years at Ram Mountain, Alberta, Canada	52
Table S2.2	Summary of the model selected to estimate missing annuli and describing annual horn growth of male bighorn sheep aged 1 to 4 years at Ram Mountain, Alberta, Canada	53

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Lignes directrices concernant la récolte de mouflons d'Amérique par la chasse en Alberta, incluant la population de Ram Mountain.....	14
Figure 1.2 Trappe de type « corral trap » appâtée avec du sel et utilisée pour capturer des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, Canada. Photo tirée de Poissant et al. (2013).....	15
Figure 2.1 Relationships between risk-taking behaviour and horn growth of bighorn sheep males, Ram Mountain, Alberta, Canada.....	33
Figure 2.2 Best Directed Acyclic Graph (DAG) of the causal paths linking early life population density, risk-taking behaviour and horn growth to hunting legality status of 6-year-old males, Ram Mountain, Alberta, Canada.....	35
Figure 2.3 Relationship between risk-taking behaviour and survival of bighorn sheep males at Ram Mountain, Alberta, Canada	38
Figure S2.1 Distribution of the annual number of captures of male bighorn sheep at Ram Mountain, Alberta, Canada.....	51
Figure S2.2 Correlation between observed and predicted values from the best model describing horn growth of male bighorn sheep aged 1 to 4 years at Ram Mountain, Alberta, Canada	54

Figure S2.3 Directed Acyclic Graphs (DAGs) for three causal hypotheses linking early-life population density, risk-taking behaviour and horn growth to legal status at 6 years old of male bighorn sheep at Ram Mountain, Alberta, Canada.....	55
--	----

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Activités anthropiques

Au milieu des années 90, on documentait déjà un déclin de la biodiversité à un rythme sans précédent (Pimm et al., 1995) et malgré l'augmentation des mesures de protection de la biodiversité, le déclin ne semble pas ralentir (Butchart et al., 2010). Aujourd'hui, plusieurs scientifiques considèrent que nous vivons dans une période souvent décrite comme l'Anthropocène où les activités humaines jouent un rôle au moins aussi important que les processus naturels dans l'écosystème planétaire (Corlett, 2015). Les plus grandes menaces à la biodiversité sont d'ailleurs principalement d'origines anthropiques. La perte et la dégradation de l'habitat dû à l'agriculture et au développement urbain, la propagation de maladies et d'espèces invasives, la pollution et les changements climatiques accélérés par l'Homme en sont quelques exemples (Maxwell et al., 2016; WWF, 2018). La surexploitation de populations sauvages demeure cependant l'une des causes les plus importantes du déclin de la biodiversité (Maxwell et al., 2016; WWF, 2018). Il apparaît donc crucial de bien comprendre comment l'exploitation affecte les populations sauvages afin d'en assurer une gestion durable et d'éviter les situations où cela contribue au déclin de la biodiversité en menant à un effondrement des stocks (Hutchings, 2005) et/ou de la diversité génétique (Allendorf et al., 2008) des populations exploitées.

1.2 Exploitation de populations sauvages

L'humain exploite des populations sauvages depuis des milliers d'années, mais cette exploitation semble s'être intensifiée au fil du temps (Sullivan, Bird, & Perry, 2017).

Aujourd'hui, l'exploitation de populations sauvages peut prendre plusieurs formes et découler de motivations diverses comme la chasse, la pêche, le piégeage ou encore la capture d'animaux vivants à des fins récréatives, commerciales ou de subsistance (Palkovacs et al., 2018). De manière générale, ces différentes méthodes d'exploitations sont encadrées par des gestionnaires de la faune afin d'assurer le maintien des populations à des niveaux jugés favorables (Fryxell, Sinclair, & Caughley, 2014). Cependant, si les effets directs de l'exploitation de populations sauvages sont bien connus, on considère rarement les effets indirects (Frank et al., 2017). Il existe pourtant de plus en plus d'évidences que l'exploitation peut entraîner des conséquences indirectes pour les populations exploitées (Frank et al., 2017; Milner, Nilsen, & Andreassen, 2007; Uusi-Heikkilä et al., 2015).

L'exploitation humaine est unique puisqu'elle entraîne souvent une mortalité de proies adultes beaucoup plus élevée que tout autres types de prédateurs non-humains (Darimont et al., 2015). Ce taux de mortalité élevé est suffisant pour entraîner des changements dans les traits d'histoire de vie des populations exploitées vers un plus grand investissement dans la reproduction (Festa-Bianchet, 2003) et une maturation plus rapide (Law 2007). Cette mortalité accrue provoque en effet un changement dans le paysage adaptatif et mène à une sélection pour des phénotypes souvent différents de ceux qui auraient été sélectionnés uniquement par la sélection naturelle. Chez les espèces longévives, les individus possédant un cycle de vie rapide deviennent favorisés. En mûrissant rapidement et à de plus petites tailles ainsi qu'en investissant plus dans la reproduction, ils sont en mesure de se reproduire avec succès avant d'être récoltés (Andersen, Marty, & Arlinghaus 2017). Il a par exemple été suggéré que des centaines d'années de mortalité élevée due à des campagnes d'extermination expliqueraient l'histoire de vie plus rapide des ours bruns (*Ursus arctos*) scandinaves par rapport à leurs équivalents nord-américains (Zedrosser et al., 2011). Un devancement des dates de mise bas a aussi été observé dans une population sauvage de sangliers (*Sus scrofa scrofa*) en réponse à une forte pression de chasse (Gamelon et al., 2011). Des exercices de modélisations statistiques suggèrent d'ailleurs qu'un taux de récolte élevé est suffisant pour causer une primiparité à une plus petite taille et une histoire de vie plus

rapide dans les populations exploitées (Proaktor, Coulson, & Milner-Gulland 2007; Andersen, Marty, & Arlinghaus 2018).

L'exploitation humaine est cependant presque toujours non-aléatoire et celle-ci est plutôt basée sur la récolte intensive d'individus possédant certains traits phénotypiques spécifiques (Darimont et al., 2015). Ce prélèvement intense et sélectif d'individus peut causer une pression de sélection supplémentaire et entraîner des changements phénotypiques rapides dans les populations exploitées (Darimont et al. 2009). Dans certaines populations, cette pression de sélection peut même mener à des changements génétiques et évolutifs (Allendorf et al., 2008; Jørgensen et al., 2007; Pigeon et al., 2016). De plus, cette sélection artificielle imposée par l'humain s'oppose généralement à la sélection naturelle puisque la récolte vise souvent les individus avec des phénotypes désirables ayant une faible mortalité naturelle (Bonenfant et al., 2009). Ainsi, les changements résultants de l'exploitation ont souvent des conséquences néfastes sur la viabilité, la résilience et le recrutement des populations sauvages exploitées (Allendorf & Hard, 2009). Ces changements, lorsqu'ils ont une base génétique, ne sont pas facilement réversibles. Plusieurs études montrent que le rétablissement de populations sauvages est lent suite à la fin de l'exploitation, probablement parce que les pressions de sélection naturelles ne sont pas aussi fortes que les pressions de sélection artificielles induites par l'exploitation humaine (Allendorf & Hard, 2009; Pigeon et al., 2016; Swain, Sinclair, & Hanson, 2007). Les changements causés par l'exploitation humaine peuvent toutefois être difficiles à déceler dans les populations sauvages. En raison de la difficulté à récolter des données génétiques, on se base souvent sur des mesures phénotypiques provenant de registres de prélèvement pour identifier des tendances temporelles. Or, lorsque l'exploitation est sélective, ces registres représentent un échantillon biaisé de la population et ne fournissent aucune information sur les individus non-récoltés. Ainsi, la tendance observée sous-estime l'amplitude réelle du changement dans la population sauvage exploitée (Pelletier, Festa-Bianchet, & Jorgenson 2012).

1.3 Sélection sur les traits morphologiques

La pression de sélection artificielle résultant de l'exploitation est bien documentée pour des traits morphologiques. Par exemple, plusieurs études en milieux aquatiques ont montré que la récolte sélective et intensive des individus de grandes tailles par les pêcheries avait mené à une réduction de la taille et une maturation plus hâtive de plusieurs stocks de poissons sauvages (Jørgensen et al., 2007; Sharpe & Hendry, 2009). C'est notamment le cas de la morue franche (*Gadus morhua*) dont le déclin drastique après des décennies d'exploitation fut précédé par une tendance à atteindre la maturité sexuelle à un plus jeune âge et à une plus petite taille (Olsen et al., 2004). Des réponses à une récolte sélective sur des traits morphologiques ont aussi été documentées en milieu terrestre. Un déclin de la croissance et de la taille des cornes, une diminution de la taille corporelle et/ou un changement dans la forme des cornes ont par exemple été associés à une réponse à la pression de sélection causée par la chasse aux trophées dans plusieurs populations d'ongulés (Douhard et al. 2016; Garel et al., 2007; Coltman et al., 2003; Pigeon et al., 2016). Un déclin de la taille des défenses et une augmentation de la proportion d'individus dépourvus de celles-ci ont été observés dans des populations d'éléphants d'Afrique (*Loxodonta africana*) en réponse à la pression de sélection causée par le braconnage pour l'ivoire (Chiyo, Obanda, & Korir, 2015; Jachmann, Berry, & Imae, 1995).

1.4 Sélection sur les traits comportementaux

Les individus d'une population ne diffèrent pas seulement dans leurs traits morphologiques. Pour une grande variété d'espèces, on a aussi observé des différences interindividuelles constantes en comportement (Réale et al, 2007) qui peuvent avoir d'importantes conséquences écologique et évolutive (revu dans Sih, Bell, & Johnson, 2004 et Sih et al., 2012). Des études précédentes ont d'ailleurs montré que la probabilité d'échantillonner un individu spécifique dans une population pouvait dépendre de ces différences individuelles constantes en comportement (Biro, 2013; Biro & Dingemanse, 2009; Carter et al., 2012). Ainsi, de la même manière qu'une

récolte sélective sur un trait morphologique particulier peut causer une pression de sélection, il peut y avoir une pression de sélection sur un phénotype comportemental si ce comportement affecte la probabilité d'être récolté (Heino & Godo, 2002; Uusi-Heikkilä et *al.*, 2008). De plus, comme ces différences individuelles en comportement sont généralement hérissables (Dochtermann, Schwab, & Sih, 2015) on pourrait s'attendre à des changements génétiques en réponse à la pression de sélection causée par l'exploitation sélective dans certaines populations.

La majorité des études empiriques mesurant les potentiels effets sélectifs de l'exploitation humaine sur des traits comportementaux ont été réalisées en milieux aquatiques. Pour plusieurs espèces aquatiques, la direction des pressions de sélection causées par l'exploitation sélective sur le comportement dépend de la méthode de récolte utilisée (e.g. Diaz Pauli et *al.*, 2015). On distingue deux patrons de sélection en fonction de la nature passive ou active de l'engin de pêche (revu dans Diaz Pauli & Sih, 2017). Les engins de pêche passifs comme les filets maillant, les trappes, les palangres et les traditionnelles cannes à pêche avec hameçons nécessitent que l'individu ou l'espèce visée rencontre, s'approche et prenne la décision d'attaquer ou d'entrer dans l'engin utilisé (Arlinghaus et *al.*, 2017). Ainsi, une plus grande activité, propension au risque et volonté à explorer (Diaz Pauli et *al.*, 2015; Ovegård, Berndt, & Lunneryd, 2012) augmentent les chances d'être récolté par ce type de matériel de pêche. Comme ces méthodes sont couramment utilisées, Arlinghaus et *al.* (2016, 2017) ont proposé l'hypothèse selon laquelle l'exploitation par la pêche pouvait favoriser l'évolution d'un syndrome de timidité où les populations exploitées deviennent plus timides, moins exploratrices, moins agressives, moins actives et/ou moins hardies dû à une combinaison d'apprentissage, de plasticité et d'évolution. Les engins de pêche actifs comme les chaluts ou les seines sont, en revanche, manipulés par des humains ou des machines en poursuite d'une ou plusieurs cibles (Gabriel et *al.*, 2005). Dans ce cas-ci une plus grande activité et une meilleure performance de nage, toutes deux associées à des individus plus hardis (Réale et *al.*, 2007, 2010), augmentent les chances d'échapper aux engins de pêche et donc les individus plus timides devraient être majoritairement capturés (Diaz Pauli & Sih, 2017). Peu d'études empiriques en milieu sauvage ont pu confirmer ces prédictions, probablement en raison de la difficulté à récolter des informations sur les individus non récoltés

(Leclerc, Zedrosser, & Pelletier, 2017 mais voir Olsen et al., 2012). Une revue de la littérature disponible a cependant identifié 7 études expérimentales (6 en laboratoire et 1 en conditions naturelles) suggérant que la récolte pouvait en effet agir comme une pression de sélection sur des traits comportementaux (Leclerc et al., 2017). Parmi ces études, notons celle de Diaz Pauli et al. (2015) qui dans une même expérience a montré que les trappes (passif) capturaient majoritairement les guppys (*Poecilia reticulata*) hardis, mais que ceux-ci s'échappaient plus souvent des chaluts (actif) qui capturaient donc les individus timides de façon sélective.

Même s'il est généralement beaucoup plus facile de suivre le comportement des animaux en milieu terrestre qu'en milieu aquatique, très peu d'études ont vérifié si la récolte par la chasse sportive pouvait imposer une force sélective sur le comportement des espèces terrestres exploitées (Leclerc et al., 2017). De plus, en milieu terrestre la distinction entre les différentes méthodes d'exploitation est moins évidente que pour la pêche. Il est donc plus difficile de prédire de quelle façon la pression de sélection causée par chacune des différentes techniques de chasse influencera le comportement de la population exploitée. Quelques études indiquent toutefois qu'une pression de sélection sur des traits de comportement causée par l'exploitation humaine peut survenir chez plusieurs espèces terrestres et n'est pas limitée à un type particulier de récolte (revu dans Leclerc et al., 2017). Les wapitis (*Cervus canadensis*) et les cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) qui prenaient plus de risques en utilisant des habitats ouverts et qui étaient plus actifs pendant la saison de chasse présentaient, par exemple, un risque accru de récolte (Ciuti et al., 2012; Lone et al., 2015). De façon similaire, les faisans (*Phasianus colchicus*) plus actifs et hardis étaient tués plus tôt dans la saison de chasse alors que les individus plus timides et moins actifs représentaient un échantillon disproportionné des survivants (Madden & Whiteside, 2014). Inversement, dans une population suédoise d'ours bruns (*Ursus arctos*), où la plupart des chasseurs utilisent des chiens pour trouver et pourchasser les ours, les individus plus actifs étaient plus susceptibles de survivre à la saison de chasse parce qu'ils pourraient être meilleurs pour échapper aux chiens et aux chasseurs (Leclerc et al., 2019). D'un autre côté, la chasse d'une population sauvage du serpent japonais *Gloydius blomhoffi* entraînait une pression

de sélection contre les individus plus défensifs et ayant une plus petite distance de fuite (Sasaki, Fox, & Duvall, 2009).

1.5 Phénotypes intégrés et conséquences sur la sélection

Les traits comportementaux, morphologiques et d'histoire de vie peuvent être corrélés et former un phénotype intégré, aussi appelé syndrome (Montiglio et al., 2018; Réale et al., 2010). Parmi les différents traits morphologiques et d'histoire de vie, le taux de croissance semble en particulier être lié à des traits comportementaux (Royauté et al., 2018). On a d'ailleurs proposé que des différences individuelles constantes dans le métabolisme énergétique entraîneraient des différences dans le besoin et la motivation à se nourrir. Ceci provoquerait ultimement des différences dans les comportements liés à la consommation et à l'acquisition d'énergie, fournissant un mécanisme reliant les traits comportementaux, morphologiques et d'histoire de vie (Biro & Stamps, 2008, 2010; Careau et al., 2008). Les individus plus hardis, agressifs et actifs semblent généralement avoir un taux de croissance plus élevé (Biro & Stamps, 2008), même lorsque la nourriture est illimitée et qu'ils peuvent suivre leur taux de croissance intrinsèque (Biro, Adriaenssens, & Sampson, 2014). Cependant, ils ont aussi tendance à prendre plus de risques pour acquérir ces ressources supplémentaires ce qui peut conduire à un compromis entre la croissance et la survie (Stamps, 2007).

Une telle association entre le comportement et la croissance peut accroître davantage les effets sélectifs de l'exploitation humaine de populations sauvages. En effet, si les individus à croissance rapide possèdent un certain type de comportement, les techniques de récolte qui éliminent sélectivement les individus en fonction de traits comportementaux peuvent également sélectionner contre certains caractères morphologiques par une sélection sur le taux de croissance (Biro & Sampson, 2015). Inversement, les méthodes ou réglementations qui imposent une sélection sur des traits morphologiques peuvent également induire une pression

sélective sur les traits comportementaux. Les individus plus hardis et plus actifs peuvent par exemple atteindre plus rapidement une grande taille (Biro et al., 2014) et donc être plus vulnérables à ce type de récolte. Plusieurs expériences de récolte sélective en laboratoire ont effectivement montré que le retrait des individus les plus gros entraînait une variété de changements dans le comportement des populations exploitées. Une augmentation de la timidité, une diminution de l'exploration, un plus faible taux de consommation et une réduction de la volonté à s'alimenter ont été observés par rapport aux populations où on retirait les plus petits individus (Uusi-Heikkilä et al., 2015; Walsh et al., 2006). Par conséquent, plusieurs stratégies de gestion couramment utilisées comme celle d'imposer une taille minimale pour la récolte pourraient avoir des conséquences inattendues pour les populations exploitées.

Il n'est pas exclu que des méthodes d'exploitation puissent sélectionner à la fois sur des traits morphologiques et sur le comportement. Andersen, Marty, & Arlinghaus (2017) ont développé un modèle qui permet d'examiner de façon systémique la sélection sur des traits d'histoire de vie et de comportement en réponse à différents scénarios d'exploitation fréquemment rencontrés dans les pêcheries. Leurs résultats suggèrent d'abord que tous les types d'exploitation favorisent une histoire de vie plus rapide et qu'une exploitation aléatoire est suffisante pour induire un changement dans le comportement vers une plus grande hardiesse. Ils montrent aussi qu'une récolte purement sélective sur la taille peut affecter l'évolution du comportement et que la direction de cette évolution dépend de la taille minimale sélectionnée. Une sélection sur la taille ciblant les juvéniles et les adultes favoriserait une plus grande hardiesse alors qu'une sélection sur la taille ciblant uniquement les adultes (taille de récolte minimale supérieure à la taille à maturation) favoriserait plutôt une timidité élevée. Le modèle prévoit aussi que les pressions de sélection sur la taille et sur le comportement peuvent avoir un effet combiné et que selon le comportement visé préférentiellement par l'exploitation, cela peut amplifier ou atténuer les effets de la récolte sélective sur la taille. Une méthode d'exploitation récoltant de façon préférentielle les individus les plus grands et les plus hardis provoquerait la plus grande augmentation de la timidité dans la population. À l'opposé, une exploitation visant les plus

grands individus, mais sélectionnant fortement les individus timides pourrait atténuer ce syndrome de timidité et même favoriser la hardiesse dans la population exploitée.

En milieu terrestre, les liens entre la sélection sur des traits morphologiques et des traits comportementaux sont beaucoup moins connus et aucune étude n'a vraiment vérifié si le comportement pouvait influencer la probabilité d'être récolté par un chasseur par le biais d'un taux de croissance plus élevé ou du développement de caractères morphologiques secondaires plus imposants.

1.6 Objectifs et importance du projet

Les pressions de sélections causées par l'exploitation humaine de populations sauvages peuvent entraîner des conséquences néfastes pour les populations exploitées (Fenberg & Roy, 2008; Kuparinen & Festa-Bianchet, 2017). Une mortalité naturelle plus élevée (Hutchings, 2005), une réduction de la fertilité (Enberg et al., 2009) et une moins grande résilience face aux perturbations environnementales (Rouyer et al., 2012) en réponse à l'exploitation pourraient d'ailleurs contribuer au faible rétablissement de plusieurs populations exploitées même après de longues périodes de moratoire (Hutchings & Reynolds, 2004). Une sélection sur des traits comportementaux pourrait amplifier ou atténuer ces conséquences selon la direction de la sélection et avoir une panoplie d'autres conséquences pour les populations exploitées (Arlinghaus et al., 2017; Diaz Pauli & Sih, 2017). L'exploitation humaine sélective pourrait aussi avoir des conséquences pour les exploitants. Par exemple, une récolte intensive d'individus plus hardis avec une plus forte croissance (Biro & Post, 2008) pourrait mener à une réponse à la sélection d'une population avec comme conséquence un faible nombre de trophées de qualité, des animaux plus craintifs face aux humains et donc un taux de récolte plus faible (Colefax, Haywood, & Tibbetts, 2016; Tsuboi et al., 2016).

Pourtant, les études vérifiant si l'exploitation peut causer une pression de sélection sur le comportement demeurent rares en milieu terrestre. L'objectif général de ce projet est donc de vérifier si l'exploitation d'une population sauvage de grands mammifères terrestres cause une pression de sélection sur le comportement. Plus spécifiquement, est-ce que la chasse aux trophées des bédiers d'une population sauvage de mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*) entraîne une sélection sur le comportement de prise de risque? Pour ce faire, ce projet comportait plusieurs objectifs spécifiques :

1. Vérifier si les bédiers de la population à l'étude diffèrent de façon constante dans leur comportement de prise de risque et leur croissance des cornes, le trait sélectionné par les chasseurs.
2. Établir si la croissance et le comportement sont corrélés pour évaluer le potentiel de la chasse aux trophées à sélectionner sur le comportement indirectement par la récolte des individus à croissance rapide.
3. Explorer le mécanisme causal derrière une possible association entre le comportement et la croissance et vérifier comment cela affecte la disponibilité des bédiers aux chasseurs.
4. Évaluer l'effet du comportement sur la survie des bédiers avant et durant l'exploitation pour voir si on détecte une sélection sur le comportement.

Mon projet amènera donc des connaissances clés sur la façon dont l'activité humaine peut affecter les populations sauvages de grands mammifères terrestres. Les connaissances acquises suite à ce projet pourront ensuite être utilisées dans la gestion de la chasse sportive et de la chasse aux trophées qui représentent des activités culturelles et économiques importantes partout dans le monde.

1.7 Système d'étude

1.7.1 *Le mouflon d'Amérique*

Le mouflon d'Amérique est un ongulé que l'on retrouve des hautes altitudes des Rocheuses jusqu'aux déserts du nord du Mexique. Au Canada, on le retrouve en Alberta et en Colombie-Britannique occupant les milieux alpins des Rocheuses canadiennes. Sa couleur brunâtre permet de le distinguer facilement du mouflon de Dall (*Ovis dalli*), soit l'autre espèce de mouflon des montagnes que l'on retrouve au Canada qui est plutôt caractérisée par sa couleur blanche.

L'espèce a connu un déclin important suivant la colonisation de l'ouest de l'Amérique du Nord et a été extirpée de la plupart de son aire de répartition historique. Aujourd'hui, grâce à des efforts de conservation et à plusieurs épisodes de réintroduction, le mouflon d'Amérique est de retour dans plusieurs zones qu'il occupait historiquement, mais sa gestion demeure remplie de défis notamment au niveau de la gestion et de l'exploitation des populations (Brewer et *al.*, 2014).

1.7.2 *Croissance et reproduction*

Les mouflons d'Amérique sont sexuellement dimorphiques, les mâles adultes atteignant entre 80 et 140 kg alors que les femelles adultes se situent plutôt autour des 50 à 90 kg. La prise de masse a lieu durant l'été et il a été suggéré que les mâles comme les femelles atteignent leur masse asymptotique aux alentours de 7 ans (Festa-Bianchet et *al.*, 1996). Les mâles possèdent aussi des cornes beaucoup plus développées que les femelles ce qui rend la distinction entre les mâles et femelles adultes évidente. La croissance des cornes des mâles se déroule majoritairement durant les quatre premières années de leur vie et est sensible aux effets de la

densité et de la disponibilité des ressources (Bonenfant et *al.*, 2009; Jorgenson, Festa-Bianchet, & Wishart, 1998). En conditions défavorables, de jeunes béliers peuvent varier l'allocation de leurs ressources vers une prise de masse plus grande aux dépens de la croissance de leurs cornes pour augmenter leur probabilité de survie (Festa-Bianchet et *al.*, 2004). Ainsi une croissance rapide des cornes en début de vie est un bon indicateur de la condition générale d'un bélier puisque les mâles modulent l'allocation d'énergie vers la croissance des cornes pour que cela limite l'impact sur la survie (Bonenfant et *al.*, 2009).

Le système d'appariement du mouflon d'Amérique est d'un système polygyne où la masse et la taille des cornes sont d'importants déterminants du succès reproducteur des mâles (Coltman et *al.*, 2002). Trois tactiques d'accouplement sont utilisées par les béliers soit la défense d'une femelle en œstrus, le blocage ou la poursuite (Hogg & Forbes, 1997). La tactique de défense, où un mâle empêche les autres mâles d'avoir accès à la femelle sans restreindre les mouvements de la femelle est la plus efficace, mais n'est accessible qu'aux béliers de 7 ans et plus (Festa-Bianchet & Lee, 2009; Hogg & Forbes, 1997). C'est en utilisant cette tactique que les gros mâles matures aux grosses cornes ont un plus grand succès reproducteur (Coltman et *al.*, 2002). Les béliers subordonnés et les plus jeunes peuvent quand même réussir à se reproduire en utilisant les deux autres tactiques. Le blocage implique d'éloigner une femelle des mâles dominants et de la tenir à l'écart jusqu'à ce qu'elle devienne réceptive. La poursuite est plus risquée et consiste à passer outre le mâle « défenseur » et prendre en chasse une femelle en œstrus et tenter de copuler (Hogg & Forbes, 1997). Ces tactiques alternatives dépendent peu de la masse et de la taille des cornes, mais plutôt d'autres facteurs comme l'agilité (Coltman et *al.* 2002).

1.7.3 Chasse aux trophées

La chasse aux mouflons est différente de la plupart des autres chasses au gibier puisqu'elle se déroule souvent en milieux éloignés et est plus exigeante physiquement et logistiquement.

Cependant, l'opportunité de chasser le mouflon demeure l'une des expériences de chasse les plus convoitées (Brewer et *al.*, 2014). Ce genre d'engouement pour la chasse aux trophées est souvent une partie intégrante des programmes de conservation puisqu'il s'agit d'une importante source de financement pour les organismes de conservation (Leader-Williams, Smith, & Walpole, 2001). Une partie des revenus dépend cependant de la disponibilité de trophées de grande qualité (Crosmarty et *al.*, 2013; Festa-Bianchet & Lee, 2009) et chez les mouflons d'Amérique le prix pour un permis de chasse spéciale mis aux enchères lors d'évènements de collectes de fonds dépasse régulièrement les 100 000 \$ (Brewer et *al.*, 2014).

Or, certaines juridictions, dont la plupart des juridictions canadiennes, offrent un nombre illimité de permis pour les chasseurs résidents et limitent la récolte de béliers en fonction d'un critère de légalité basé sur la courbure des cornes et corrélé avec leur longueur (Festa-Bianchet et *al.*, 2014). De manière générale, en Alberta, un bélier 4/5 (Figure 1.1A) est considéré légal et peut être tiré par un chasseur possédant un permis. Les béliers qui ont un fort taux de croissance des cornes deviennent légaux (4/5) et peuvent donc être récoltés dès l'âge de 4 à 6 ans (Pelletier, Festa-Bianchet, & Jorgenson, 2012). Ainsi, la pression de sélection induite par la préférence des chasseurs pour les béliers aux plus grosses cornes (Festa-Bianchet & Lee, 2009) et la protection des individus aux plus petites cornes par la réglementation agit 2 à 3 ans avant que la sélection naturelle ne favorise les grosses cornes par l'intermédiaire du succès reproducteur (Coltman et *al.*, 2002). De plus, la saison de chasse a généralement lieu de fin août à octobre alors que le rut ne commence qu'à la fin novembre, ce qui veut dire que seulement les individus qui survivent à la saison de chasse ont la chance de se reproduire (Festa-Bianchet et *al.*, 2014).

Il a donc été suggéré que la chasse aux trophées pouvait entraîner une réponse évolutive chez le mouflon d'Amérique puisque cela impose une forte pression de sélection sur la taille des cornes et que ce trait est fortement héritable (Coltman et *al.*, 2003, 2005). Un déclin de la taille des cornes et une augmentation de l'âge des béliers récoltés par la chasse a d'ailleurs été décelé en Alberta, suggérant un changement vers une croissance des cornes plus lente (Festa-Bianchet et

al., 2014). Pigeon et *al.* (2016) ont finalement montré que la chasse aux trophées, de par sa nature sélective, pouvait bel et bien causer des changements évolutifs vers une réduction de la longueur des cornes chez le mouflon d'Amérique. Ils ont aussi suggéré que le rétablissement de ce trait morphologique, par le biais de la sélection naturelle, est lent après que la sélection par la chasse ait stoppé.

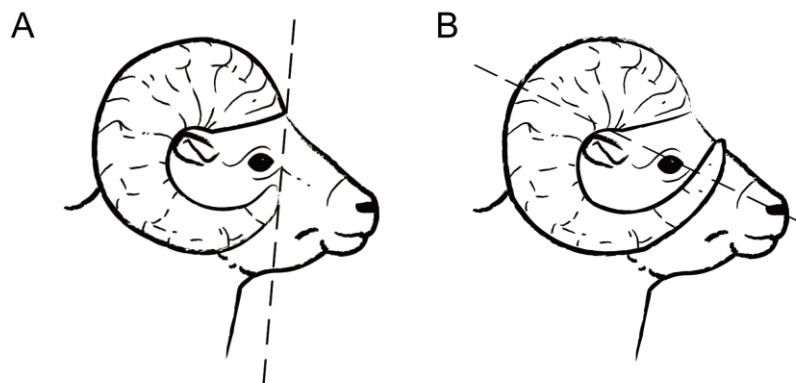


Figure 1.1 Lignes directrices concernant la récolte de mouflons d'Amérique par la chasse en Alberta, incluant la population de Ram Mountain.

A) Taille minimale pour la récolte sous la réglementation 4/5. B) Taille minimale pour la récolte sous la réglementation full curl. Figure tirée de Pigeon et al. (2016) matériel supplémentaire.

1.7.4 La population de Ram Mountain

La population à l'étude se situe sur le massif de Ram Mountain, Alberta, Canada (52 ° N, 115 ° W) qui possède une élévation 1080 à 2170 m et se trouve à environ 30 km à l'est des Rocheuses canadiennes. Les mouflons y utilisent les zones de végétation alpine et subalpine qui couvrent environ 38 km². Le massif est entouré par des forêts de conifères et par la rivière North Saskatchewan au Nord ce qui fait en sorte que la population est relativement isolée des autres populations de mouflons environnantes et l'émigration et l'immigration sont faibles.

Le suivi de cette population a débuté en 1971 et se poursuit chaque année de fin mai à fin septembre depuis plus de 45 ans, ce qui en fait l'un des rares projets de suivi à long terme d'une population sauvage de grands mammifères. Les mouflons sont appâtés avec du sel et piégés dans une trappe de type « corral trap » (Figure 1.2). Tous les individus capturés sont marqués avec un identifiant unique : un collier de couleur portant ou non un symbole pour les femelles et une combinaison d'étiquettes de couleur fixées aux oreilles pour les mâles. Les mouflons sont recapturés à un intervalle minimal d'environ 3 semaines et à chaque capture des mesures morphologiques de masse et de taille de cornes sont prises. Le taux de détection et la probabilité de recapture sont très élevés et plus de 98% de la population est marquée. La survie des individus est donc bien connue et on connaît leur âge puisque la grande majorité des agneaux sont marqués et sexés dès l'été de leur naissance. Si un individu n'est pas capturé étant agneau on peut tout de même connaître son âge par le décompte des annuli sur ses cornes. La taille exacte de la population ainsi que sa structure d'âge sont donc connues pour chaque année. Des observations comportementales quotidiennes tout au long de la saison de terrain permettent également un suivi détaillé de la population et nous informent sur l'identité des mouflons présents sur la montagne à une année donnée.



Figure 1.2 Trappe de type « corral trap » appâtée avec du sel et utilisée pour capturer des mouflons d'Amérique à Ram Mountain, Alberta, Canada. Photo tirée de Poissant et al. (2013)

Ce système d'étude unique a permis à Réale et collaborateurs d'étudier les différences individuelles en comportement dans une population animale sauvage. D'abord, Réale et *al.* (2000) ont montré que les mesures individuelles de tempérament étaient constantes et ont suggéré que certains aspects du tempérament avaient le potentiel d'évoluer chez le mouflon d'Amérique. Leurs résultats indiquent aussi qu'il existe une relation entre le tempérament et les traits d'histoire de vie dans cette population puisque les brebis plus hardies se reproduisent plus tôt dans leur vie et sont meilleures pour amener leurs agneaux au sevrage. Réale & Festa-Bianchet (2003) ont ensuite fait un premier lien entre la valeur adaptative et le comportement en documentant une pression de sélection modérée en faveur des brebis plus hardies en réponse à un épisode de forte prédation par le cougar (*Puma concolor*). Finalement, Réale et *al.* (2009) ont montré que la hardiesse et la docilité étaient hérissables chez les brebis de la population de Ram Mountain et qu'elles étaient génétiquement négativement corrélées l'une à l'autre. Ils ont ainsi déterminé une valeur de hardiesse et de docilité prédite pour les béliers de la population en utilisant un modèle animal et en se basant sur le pedigree de la population. Selon leurs résultats, une hardiesse prédite et une docilité prédite élevées augmentaient la longévité des béliers ainsi que leur succès reproducteur en fin de vie, mais avec un faible effet négatif sur leur succès reproducteur en début de vie.

La population de mouflons d'Amérique de Ram Mountain a été chassée jusqu'en 2011 en se basant sur le système de légalité décrit précédemment. Les béliers remplissant la définition de légalité étaient donc à risque de se faire tirer de fin août à octobre. Cependant, la définition d'un bélier légal a changé avec le temps. Jusqu'en 1996 un bélier était considéré légal lorsqu'il atteignait le statut de 4/5 (Figure 1.1A). Durant cette période, les mâles légaux avaient environ 40% des chances de se faire tuer par un chasseur chaque saison de chasse (Pelletier, Festa-Bianchet, & Jorgenson, 2012). Après 1996, la définition de bélier légal est passée de 4/5 à full curl (Figure 1.1B), ce qui a eu pour effet de réduire drastiquement le taux de récolte (2,26 béliers/années de 1973-1996 à 0,26 béliers/années de 1996-2010) (Pigeon et *al.*, 2016).

CHAPITRE 2

LIENS ENTRE COMPORTEMENT, CROISSANCE ET VULNÉRABILITÉ À LA CHASSE CHEZ UNE POPULATION SAUVAGE DE MOUFLONS D'AMÉRIQUE

2.1 Description de l'article et contribution

L'exploitation d'animaux sauvages par l'homme peut avoir des conséquences pour les populations exploitées. Ces conséquences sont bien connues pour les traits morphologiques et d'histoires de vie mais demeurent moins bien comprises pour les traits comportementaux, particulièrement pour les systèmes terrestres. Dans cet article, nous avons évalué si la chasse aux trophées d'une population sauvage de mouflons d'Amérique entraînait une sélection sur le comportement de prise de risque. Pour ce faire, nous avons vérifié s'il y avait des différences individuelles constantes en croissance et en comportement et nous avons exploré comment ces deux traits étaient associés à la vulnérabilité à la chasse. Nos résultats montrent que le comportement semble jouer un rôle dans la croissance, la disponibilité aux chasseurs et la survie en bas âge, mais on ne détecte pas de pression de sélection sur la prise de risque causée par la chasse aux trophées.

J'ai écrit cet article en collaboration avec la Pre Fanie Pelletier. La Pre Pelletier et moi avons conçu l'idée et développé la méthodologie. J'ai fait l'analyse des données et mené la rédaction du manuscrit. La Pre Pelletier a contribué à l'interprétation des résultats et a commenté plusieurs versions du manuscrit. L'article a été soumis au *Journal of Animal Ecology* le 1^{er} octobre 2019.

GROWTH, INDIVIDUAL BEHAVIOUR AND VULNERABILITY TO HUNTING IN A LARGE MAMMAL

Par

Pier-Olivier Cusson et Fanie Pelletier

2.2 Abstract

1. Human have exploited wild animals for thousands of years. Recent studies indicate that harvest-induced selection on life-history and morphological traits may lead to ecological and evolutionary changes. Less attention has been given to harvest-induced selection on behavioural traits, especially in terrestrial systems.

2. Here, we assessed whether decades of harvesting a wild population of large terrestrial mammals led to harvest-induced selection on behaviour.

3. We tested for consistent individual differences in risk-taking and horn growth and measured correlations between these two traits in a long-term monitoring program of a wild population of bighorn sheep (*Ovis canadensis*). Next, we investigated the causal mechanism governing the associations between behaviour and growth and examined how it affected availability to hunters. Finally, we examined whether risk-taking behaviour influenced survival prior to and during harvesting.

4. Individuals exhibited consistent differences in behaviour and growth. Risk-taking was correlated with and partly caused faster horn growth in male bighorn sheep. In turn, fast-growing males could be shot at a younger age. Survival was higher for more risk-prone males in their early years but there was no clear effect of behaviour on survival later in life or during harvest.

5. Despite a positive link between risk-taking, horn growth and availability to hunters, we found no evidence of selection on risk-taking behaviour induced by size-selective harvests. This study

highlights the difficulty in making general predictions regarding harvest-induced selection and increases our understanding of the potential of harvest to drive selection on behaviour in wild animal populations.

Keywords: animal personality, bighorn sheep, exploitation, harvest-induced selection, hunting vulnerability, pace-of-life

2.3 Introduction

Humans have exploited wild animals for thousands of years (Sullivan, Bird, & Perry, 2017). Recently, research has revealed that intense selective removal of individuals based on specific phenotypic traits (Darimont et al., 2015) could cause a selective pressure, leading to rapid phenotypic responses (Darimont et al., 2009) sometimes associated with genetic changes (Allendorf et al., 2008; Jørgensen et al., 2007; Pigeon et al., 2016) in harvested populations.

Responses to harvest-induced selection have been documented for morphological and life-history traits. For example, in commercial fisheries where large fish are typically targeted, studies have reported reduced size and age at maturation (Jørgensen et al., 2007; Sharpe & Hendry, 2009). In terrestrial systems, selective removal of fast-growing male bighorn sheep (*Ovis canadensis*) through trophy hunting induced an evolutionary response for reduced horn length (Coltman et al., 2003; Pigeon et al., 2016).

Less attention, however, has been given to the effects of harvest-induced selection on behavioural traits (Leclerc, Zedrosser, & Pelletier, 2017), especially in terrestrial systems. Yet, differences in behaviour can affect the likelihood of individuals being sampled (Biro, 2013; Biro & Dingemanse, 2009 but see Jolly et al., 2019) and these differences are often heritable (Dochtermann, Schwab, & Sih, 2015). In fisheries, the direction of selection is affected by the type of gear being used (Diaz Pauli & Sih, 2017). Passive gears such as angling, gill netting and trapping generally selectively remove bolder, risk-prone individuals (e.g. Biro & Post, 2008; Diaz Pauli et al., 2015 but see Wilson et al., 2011). As a result, many exploited populations may experience a timidity syndrome characterized by an overall increase in timidity due to plastic or evolutionary changes in the distribution of behaviour (Arlinghaus et al., 2016, 2017). On the other hand, active gears such as trawling or seining appear to favor boldness, because bolder individuals may escape the fishing gears more often (Diaz Pauli et al., 2015). In either case,

harvest-induced selection on behaviour can have population, community and even ecosystem-wide ecological and consequences with direct impacts on harvest potential (Arlinghaus et al., 2017; Diaz Pauli & Sih, 2017).

Even if behavioural and life-history traits are often considered independent, they can be correlated and form an integrated phenotype (Biro & Stamps, 2008; Montiglio et al., 2018; Réale et al., 2010; Stamps, 2007). Growth rate in particular can be linked to behavioural traits (Royauté et al., 2018). Bolder, more aggressive and active individuals appear to consistently have higher growth rate and food intake (Biro & Stamps, 2008), even when food is unlimited and they exhibit their intrinsic growth rate (Biro, Adriaenssens, & Sampson, 2014). Such associations between life history and behavioural traits can further increase the ecological and practical implications of selective harvesting. If fast growing individuals are also bolder, more active and voracious, harvestings techniques that selectively remove individuals based on behaviour could also select on morphological traits through direct selection on growth rate (Biro & Sampson, 2015). That is because fast-growing individuals will tend to have greater encounter rates and lower avoidance of harvesting gear, making them more vulnerable to harvest (Biro & Post, 2008). Inversely, size-selective harvest methods or regulations can also induce a selective pressure on behavioural traits because bolder, more active individuals might reach larger size faster and thus be more vulnerable to harvesting. Selective removal of large individuals in laboratory studies has indeed resulted in declines in consumption rates and willingness to forage under predation threat in Atlantic silverside (*Menidia menidia*) (Walsh et al., 2006) and reduced exploration and boldness in zebrafish (*Danio rerio*) (Uusi-Heikkilä et al., 2015). Hence, the common management strategy of imposing a minimal size for harvest could lead to changes in morphological, life-history and behavioural traits.

Most research on harvest-induced selection comes from fisheries or laboratory settings. Nevertheless, the harvest of wild terrestrial population through hunting can also lead to harvest-induced selection (Festa-Bianchet, 2003). Hunting can induce life-history and morphological

changes such as prolonged maternal care (Van de Walle et al., 2018), earlier birth dates (Gamelon et al., 2011) and reduced male weapon size (Pigeon et al., 2016). Terrestrial animals exhibit consistent individual differences in behaviour (Réale et al., 2000) and hunting can act as a selective pressure on behavioural traits (Leclerc et al., 2019). As for fishing-induced selection, hunting-induced selection on behavioural traits seems to depend on harvest method and the ecological characteristics of the harvested species. For example, wapiti (*Cervus canadensis*) and European red deer (*Cervus elaphus*) that were bolder and more active during the hunting season were at greater risk of harvest (Ciuti et al., 2012; Lone et al., 2015), hinting to a possible hunting-induced timidity syndrome. Conversely, in a Swedish population of brown bears (*Ursus arctos*) where most hunters use dogs to find and track bears, more active bears were more likely to survive the hunting season because they may be better at escaping dogs (Leclerc et al., 2019). These studies, however, did not assess the links between individual growth rate and behaviour, which could amplify the selective effects of hunting.

Here, we use data from a long-term monitoring program of a wild population of bighorn sheep that was subjected to trophy hunting for decades to test for harvest-induced selection on risk-taking. A behaviour that can affect both the growth rate (Biro & Stamps, 2008) and survival (Ciuti et al., 2012) of individuals and was used in previous study on this population (Réale et al., 2000, 2009; Réale & Festa-Bianchet, 2003). First, we assayed risk-taking behaviour and growth of individuals to test for consistent individual differences. Then, using mixed models, we tested the correlations between annual and cumulative growth and risk-taking behaviour. Next, we investigated the causal mechanism governing associations between behaviour and growth and examined how it affected availability to hunters using piecewise structural equation modelling. Finally, we examined whether risk-taking behaviour affected survival prior to and during harvesting. As reported in some aquatic systems, we expected that individuals would consistently differ in behaviour and growth and that higher risk-taking should be positively correlated with growth. We also expected risk-taking behaviour to increase the probability of individuals being detected by hunters using spotting scopes and binoculars resulting in a hunting mortality skewed towards more risk-prone males similar to wapiti and European red deer.

Because trophy hunting is by regulation size-selective (Festa-Bianchet et al., 2014), we also hypothesised that a positive link between risk-taking and horn growth would amplify this harvest-induced selection on behaviour.

2.4 Material and Methods

2.4.1 Study system

The Ram Mountain bighorn sheep population is on a mountainous outcrop in Alberta, Canada, 30 km east of the Rockies (52°N, 115°W, elevation 1080–2170 m). The study area consists of 38 km² of alpine and subalpine habitat including rock scree, cliffs and alpine meadows. Monitoring of this population has been ongoing since 1971 (Jorgenson, Festa-Bianchet, & Wishart, 1993). Sheep were marked with ear tags or collars and were captured each year from late May to late September in a corral trap baited with salt (see Poissant et al., 2013). Most individuals (95%) were first captured as lambs or yearlings. For sheep caught as adults, age was determined using horn annuli (Geist, 1966). Marked sheep were monitored for their entire lifetime. Resighting rate was high (95% for males, 99% for females) and emigration rare (Jorgenson et al., 1997). Therefore, individuals not seen for two consecutive years were considered dead. Causes of death were rarely known except for harvested males, because hunters were required to register their kill.

The study population was subjected to trophy hunting until 2011. From late August to October “legal” males were at risk of being shot. The definition of “legal” male was based on minimum horn curl, which is correlated with horn length (Festa-Bianchet et al., 2014). The degree of horn curl necessary to be deemed “legal” was 4/5 until 1996, when it was changed to full curl, a more restrictive regulation (see Figure S1 in Pigeon et al., 2016). Harvest rate of “legal” males was about 40% (Coltman et al., 2003). Males with smaller horns were protected from hunting.

2.4.2 Data collection

Bighorn sheep horns stop growing during winter, creating rings, or annuli, which clearly define each annual horn increments. We measured the length of these increments to the nearest mm for males aged 1 to 4 years to obtain an age-specific measure of growth. This corresponds to increments 2 to 5 which account for more than 75% of asymptotic horn length of mature males (Bonenfant et al., 2009). When data on both horns were available, we used the mean of the two measurements.

We used the number of captures in a field season as a measure of risk-taking, a behaviour which affects sheep survival in risky environments (Réale & Festa-Bianchet, 2003). As in previous studies on this population, we assumed that number of captures reflected the level of acceptance of the risk involved in licking salt in the trap (see Réale et al., 2000 for justifications). Highly trappable individuals were therefore considered to be more risk-taking while rarely captured males were considered less risk-prone (Réale et al., 2000, 2009). Number of captures refers to the number of times an individual was trapped and handled. That number is often lower than the number of times a male was actually caught in the trap because males trapped within 21 days of being handled were released without handling and their capture was not noted. The annual number of captures of males varied from 0 to 7 following a gaussian distribution (Figure S2.1).

We excluded data on lambs because the first horn increment wears out rapidly (Geist, 1966) and because their capture was not independent of their mother's behaviour, as lambs often entered the trap following their mother. We also omitted data on 8 immigrant males because they did not face the same environmental conditions at birth nor had the same experience of the trap as resident sheep. Immigrants were also not socially integrated to the local population when they first arrived (Poirier & Festa-Bianchet, 2018).

2.4.3 Repeatability

We calculated between-year repeatability of horn growth and number of captures to test for consistent differences in growth and behaviour. We used the rptR package to calculate adjusted repeatability estimates and their confidence intervals (Stoffel, Nakagawa, & Schielzeth, 2017). This mixed model approach allowed us to statistically control for known confounding factors (Nakagawa & Schielzeth, 2010). For both horn growth and number of captures, models included fixed effects of age, density (total number of individuals in the population) and year.

2.4.4 Missing annuli

Missing values occurred when individuals died over winter at age 4 or younger so horn growth in the previous summer could not be measured. This includes fast-growing males who were harvested at age 4 ($n = 7$). To avoid bias towards smaller males by excluding these fast-growing individuals, if an individual had at least two measured annuli, we estimated the length of its unmeasured annulus (8.3% of all observations). To do so, we log transformed and modelled annual horn growth with different linear mixed effect models (LMM) using the lme4 package (Bates et al., 2015). Using the AICcmodavg package (Mazerolle, 2017), we computed the Akaike Information Criterion corrected for sample size (AICc) for each candidate model (Table S1). We selected the model with lowest AICc (Burnham, Anderson, & Huyvaert, 2011) and evaluated its performance by regressing the measured increment lengths (y axis) on the predicted increment lengths (x axis) (Piñeiro et al., 2008).

The model selected to estimate missing annuli included a second order polynomial effect of age and a linear effect of density (Table S1). Horn growth decreased with age but appeared independent of population density (Table S2). Random effects of the model included intercepts of ID, cohort and year of measurement as well as the slope of ID. Inter-individual differences accounted for 67% of variance in horn growth. Year of measurement, cohort and residual

variance respectively accounted for 13, 4 and 16% of the variance (Table S2). The overall correlation between observed and predicted values was $r = 0.90$, but varied among age classes (Figure S2.2). Based on that comparison, missing annuli were replaced by the predicted values from the selected model. All further analyses were made with and without these predicted values. Results were always very similar and did not change our conclusions. Here we report results from analyses using the predicted values for missing annuli.

2.4.5 Trappability index

We used the number of captures as a proxy of risk-taking. This number was, however, affected by age, population density and year. To ensure we used unbiased estimates of behaviour, we created standardized annual and cumulative trappability indexes for each male. We used linear models to correct the annual and cumulative number of captures by accounting for the confounding factors mentioned above. The cumulative number of captures is the sum of captures from 1 to n years old (where n is the male's age). At 1 year old, it is equal to the annual number of captures and it increases each year by the number of times an individual was captured that year. The model for annual trappability included a second-degree polynomial effect of age, a linear effect of density, year of measurement as a factor and an interaction between age and density effects. The model for cumulative trappability at a given age had a quadratic effect of age, a linear effect of density (mean number of sheep in the population each year a male was alive, starting at 1-year old), year of birth as a factor and an interaction between age and density effects. To create these standardized trappability indexes we ran both models with the full dataset of 1178 observations on 273 males aged 1 to 14 years. Using this larger dataset allowed us to better estimate year, cohort and density effects on the annual and cumulative number of captures. In all other analyses we only used number of captures at 1-4 years. All subsequent analyses used the annual and cumulative trappability index as standardized measures of individual risk-taking behaviour.

2.4.6 Linking behaviour and horn growth

We first examined whether behaviour affected growth annually. We log transformed yearly horn growth and considered a set of LMMs with different combinations of fixed effects of age, density and annual trappability index. We then selected the best model using AICc and tested the significance of random effects using anova based comparison. All candidate models included random intercepts of year and cohort as well as a random intercept and slope of ID as they all significantly increased the model's fit. We applied the same method to test if the cumulative trappability index affected cumulative horn growth, the sum of annual horn increments. For cumulative trappability, random effects of candidate models included intercepts for year of measurement, cohort and ID. These random effects controlled for short-term, long-term and permanent environmental effects on horn growth and all significantly increased the model's fit. For the cumulative growth models, density was defined as the number of individuals in the study area when males were aged 1. This corresponds to the period of greatest growth rate (Bonenfant et al., 2009) and early-life population density has long-term fitness consequences in this population (Pigeon, Festa-Bianchet & Pelletier, 2017).

2.4.7 Causal mechanism

We used piecewise structural equation modelling (Piecewise SEM) to identify the mechanism governing behaviour (cumulative trappability index at age 4) and growth (horn growth at age 4) and to examine how it affected availability to hunters. Availability to hunters was determined by legality status. Males were considered legal when at least one horn described 4/5 of a curl, which applied to the study population during most of the years (1971-1995) when the population was hunted (1971-2010). Some males never reach legality, dying at ages varying from 4 to 12 years. To limit censoring of our data we defined legality as a binary variable: males "legal" at or prior to 6 years of age were given the value of 1, while males not legal by age 6 were given

a value of 0. This classification allowed us to include all males that died when aged 6 years or older. At 6 years, 54% of males in the study population had become legal and 46% had not, providing a balanced sample. Males legal by age 6 are large, fast growing males who can potentially have high reproductive success if they survived to age 7 or older (Coltman et al., 2002).

We tested three causal explanations underlying a possible correlation between behaviour and horn growth: behaviour causes growth, growth causes behaviour, or no direct causal link, implying that both are caused by an unmeasured variable (Shipley, 2016). Each hypothesis could be illustrated using directed acyclic graphs (DAGs) (Figure S2.3). Density always had a direct causal effect on horn growth and horn growth always directly determined legal status. We translated each DAG to a set of linear equations to model directional causal paths. Paths between horn growth and its causal parents were modelled using LMMs with a random intercept of cohort. Paths from horn growth to legal status were modelled using generalized linear models (GLMs) with a binomial distribution. When present, we modelled the path from horn growth to trappability using a linear model since trappability was already corrected for potential confounding effects (see Trappability index).

We tested the goodness-of-fit of each model using Shipley's test of directed separation (Shipley, 2016) implementation in the *piecewiseSEM* package (Lefcheck, 2016). For each hypothesis, we first identified the minimum set of conditional independence claims that needed to be true for the DAG to be correct. We then computed the null probability (p) associated with each independence claim and combined them using Fisher's C test. This allowed us to calculate a value of Fisher's C statistic for each DAG, which was then compared to its distribution to obtain a p -value. A p -value < 0.05 indicates that the proposed causal hypothesis was rejected. Models that could not be rejected were then compared using AIC, which can be derived from Fisher's C statistic (Shipley, 2013). We could compare the different DAGs since they all used the same dataset and contained the same number of variables, but with alternative paths (Shipley, 2013).

2.4.8 Linking behaviour and survival

We assessed the link between survival and behaviour prior to 4 years old, the minimum age when males were available to hunters. We modeled survival as a function of the cumulative trappability index at ages 1 - 3 years. All models included a fixed effect of density and a random intercept of year of birth to account for environmental variations. Some cohorts were represented by only one or two males, leading to situations where every individual of a cohort survived or died. Following Chung et al., 2013, where situations of zero variances are implausible, we applied a maximum penalized likelihood approach. We used the *blme* package to fit Bayesian generalized linear mixed-effects models (GLMMs) with a weakly informative prior to estimate model parameters while avoiding singularity (Chung et al., 2013).

To examine how harvesting affected the relationship between survival and behaviour, we first tested whether males that survived to 8 years of age behaved differently from males that died at 4 to 7 years, when fast-growing males are subjected to trophy hunting selection but their large horns do not lead to high reproductive success (Coltman et al., 2002). Previous studies on this population showed that large-horned males that survived to rut as 7 years old had high reproductive success (Coltman et al., 2002). We used a Student's T-Test to determine if the average cumulative trappability index at age 4 differed between these two groups. We then built a LMM with age at death as a function of the cumulative trappability index at 4 years and the type of mortality (hunting or natural). We included an interaction between trappability and mortality type to test if the relationship between trappability and age at death differed among natural and hunting mortality. Random intercepts of year of birth and year of death were added to partially control for environmental variations that could affect survival. For these analyses, we only included data for males that died before 1996 and were therefore at risk of harvest based on a 4/5-curl regulation. During that time, a mean of 2.26 males were shot each year. When the regulation was changed to full curl in 1996, mean harvest rate dropped to 0.27 males/ year until hunting was closed in 2011. Similar to Pigeon et al. (2016), we therefore considered the intense

harvest period to be prior to 1996 (see also Pelletier & Coltman, 2018). All analyses were run in R 3.5.1 (R Core Team, 2018).

2.5 Results

2.5.1 Repeatability

Rams exhibited consistent individual differences in growth and behaviour. The adjusted repeatability estimate for horn growth was $R = 0.198$ (95% CI of $0.151 - 0.323$, $p < 0.001$). The annual number of captures had an adjusted repeatability estimate of $R = 0.179$ (95% CI of $0.128 - 0.296$, $p < 0.001$).

2.5.2 Linking behaviour and growth

Horn growth of males was correlated to their trappability index. The best models describing log transformed annual and cumulative horn growth included fixed effects of age, density and trappability index. In each case, adding age and trappability greatly increase goodness-of-fit. Density, however, did not seem to affect goodness-of-fit of models (Table 2.1).

Males that took more risks tended to have greater horn growth. Annual trappability index was positively correlated with log transformed annual horn growth (Table 2.2). Fixing all other variables, for every unit increase in annual trappability index, annual horn growth increased by about 2.8% (Figure 2.1a). Similarly, cumulative trappability was positively correlated to log transformed cumulative horn growth (Table 2.2). Holding all other variables constant, a unit

increase in cumulative trappability led to an increase of about 1.9% in cumulative horn growth (Figure 2.1b).

Table 2.1 Annual and cumulative horn growth of bighorn sheep males aged 1 to 4 years at Ram Mountain, Alberta, Canada.

Candidate Model	k	ΔAIC_c	w_i
Annual			
Age + Age ² + Density + Trappability	11	0.00	0.70
Age + Age ² + Trappability	10	1.73	0.30
Age + Age ² + Density	10	21.56	0
Age + Age ²	9	23.33	0
Null model	7	407.97	0
Cumulative			
Age1 + Age2 + Age3 + Age4 + Density + Trappability	10	0.00	0.66
Age1 + Age2 + Age3 + Age4 + Trappability	9	1.29	0.34
Age1 + Age2 + Age3 + Age4 + Density	9	34.21	0
Age1 + Age2 + Age3 + Age4	8	34.40	0
Null model	5	2227.03	0

k is the number of estimated parameters; ΔAIC_c , the difference in AIC_c between each model and the model with the lowest AIC_c and w_i is the AIC_c weight. All candidate models included random intercepts of ID, cohort and year. Candidate models describing annual horn growth also included a random slope of age on ID ($n = 709$).

Table 2.2 Selected models describing annual and cumulative horn growth of bighorn sheep males aged 1 to 4 years old at Ram Mountain, Alberta, Canada.

Annual horn growth				Cumulative horn growth			
Fixed effects				Fixed effects			
Variable	Estimate	s.e	CI	Variable	Estimate	s.e	CI
Intercept	2.651	0.020	2.613 – 2.691	Intercept	2.817	0.023	2.771 – 2.861
Age	-4.280	0.185	-4.638 – -3.905	Age 2	0.666	0.008	0.651 – 0.682
Age ²	-1.368	0.107	-1.579 – -1.159	Age 3	1.012	0.008	0.996 – 1.028
Density	-0.036	0.018	-0.073 – 0.001	Age 4	1.221	0.009	1.204 – 1.237
Trappability	0.028	0.006	0.017 – 0.039	Density	-0.039	0.021	-0.081 – 0.005
				Trappability	0.019	0.003	0.012 – 0.025
Random effects				Random effects			
Group	Name	Variance	s.d.	Group	Name	Variance	s.d.
ID	Intercept	0.040	0.199	ID	Intercept	0.011	0.106
	Age	0.005	0.068				
Year	Intercept	0.009	0.095	Year	Intercept	0.002	0.041
Cohort	Intercept	0.003	0.051	Cohort	Intercept	0.012	0.110
Residual		0.010	0.099	Residual		0.005	0.070

s.e stands for standard error; CI is the 95% confidence interval obtained from 1000 iterations of parametric bootstrapping and s.d is the standard deviation. Annual and cumulative horn growth were both log-transformed in their respective models. (n = 709)

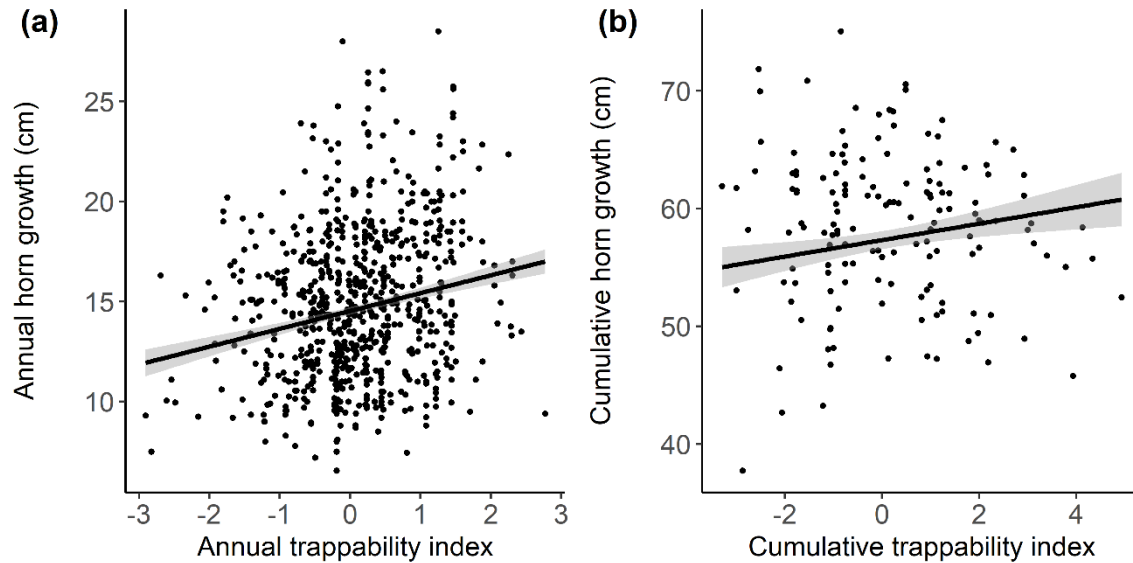


Figure 2.1 Relationships between risk-taking behaviour and horn growth of bighorn sheep males, Ram Mountain, Alberta, Canada.

(a) Correlation between annual trappability and annual horn growth for 709 observations of 208 different males aged 1 to 4 years. (b) Correlation between cumulative trappability and cumulative horn growth of 149 4-year-old males. Black dots represent observed values. Lines illustrate the best model predictions. Shaded area corresponds to the 95% confidence interval of the best model predictions. For statistics, see Table 2.2.

2.5.3 Causal mechanism

Based on the d-separation test we could not reject any of the causal hypotheses tested (Table 2.3). We thus compared all three models using AIC. Hypothesis 1 had the lowest AIC, 2.116 lower than the second-best model, representing hypothesis 3 and 5.643 points lower than hypothesis 2 (Table 2.3).

Table 2.3 Directed Acyclic Graphs (DAGs) selection table for three causal hypotheses linking early-life population density, risk-taking behaviour and horn growth to legal status of 6-year-old bighorn sheep males at Ram Mountain, Alberta, Canada.

Hypotheses	Model description	Fisher C	df	<i>p</i> -value	AIC
1	Horn growth is caused by behaviour and density, and causes a male to be legal or not.	2.344	4	0.673	16.344
2	Horn growth is caused by density and causes a male's behaviour and legality status.	3.987	6	0.678	21.987
3	Horn growth is caused by density and causes a male's legality status. There is no direct causal link between behaviour and horn growth.	6.460	6	0.374	18.460

Fisher's C, degrees of freedom (df) and the resulting *p*-values and AIC are presented. Causal models with a *p*-value lower than 0.05 would be rejected. Each causal hypothesis is illustrated in Figure S2.3. The best candidate model is shown in bold.

In the best causal model, early horn growth was directly caused by population density and the cumulative trappability index, suggesting that behaviour was a cause of horn growth. Density reduced horn growth and trappability had a weak, non-significant positive effect (Figure 2.2). Together, these two variables accounted for 69% of the variation in early horn growth which in turn explained 61% of the variance in legal status of 6-year-old males. Males with faster-growing horns had a higher probability of being legal (Figure 2.2). Overall, higher risk-taking and lower density led to increased horn growth in early life, increasing the probability that a male will be legal at or prior to 6 years.

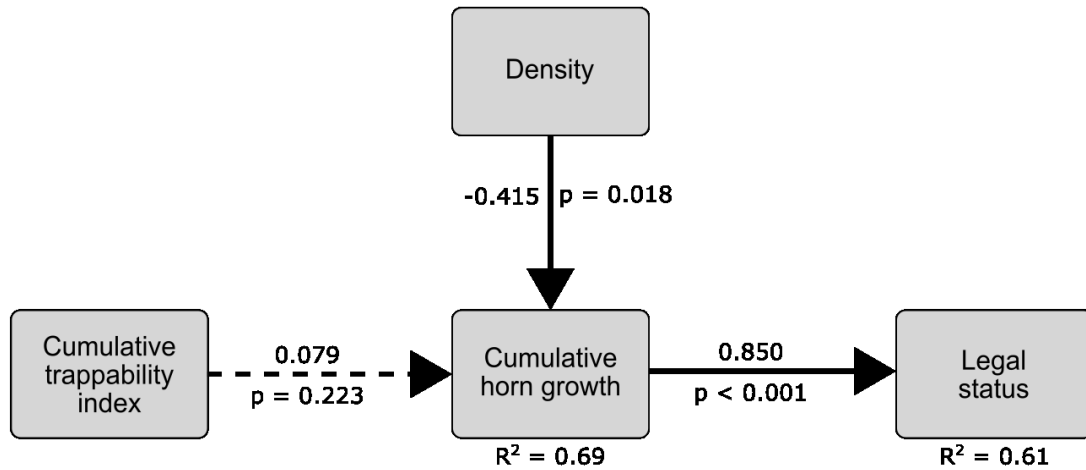


Figure 2.2 Best Directed Acyclic Graph (DAG) of the causal paths linking early life population density, risk-taking behaviour and horn growth to hunting legality status of 6-year-old males, Ram Mountain, Alberta, Canada.

Paths coefficient are standardized so they can be compared to one another and interpreted as the change in the response variable as a function of the change in the predictor variable in standard deviation units. Dashed arrows represent nonsignificant paths ($p > 0.05$) while solid arrows show significant paths ($p \leq 0.05$). Individual R^2 were obtained for each endogenous variable using the rsquared function of the piecewiseSEM package which returns (pseudo)- R^2 values for all linear, generalized and mixed effects models based on the works of Nakagawa, Johnson & Schielzeth, 2017. For cumulative horn growth, R^2 corresponds to the conditional R^2 (variance explained by fixed and random effects). For legality status, R^2 corresponds to the marginal R^2 (variance explained by fixed effects only) as there was no random effect directly affecting this variable. The hunting legality status represents whether a male could be legally harvested (1) or not (0) based on a 4/5 horn curl regulation.

2.5.4 Linking behaviour and survival

Survival was generally higher for more risk-prone males aged 1-3 years, when none were shot (Figure 2.3a, b, c). The cumulative trappability index was positively correlated with survival at 1 and 2 years. At 3 years, the relationship remained positive but its confidence interval included 0 (Table 2.4). Density did not affect survival of males aged 1 - 3 years.

Of 82 males that survived at least to 4 years while the study population was hunted, only 10 (12%) survived to 8 years. Their average cumulative trappability index at 4 years did not differ from that of males that died at 4 - 7 years ($t = 0.041$, $df = 12.573$, $p\text{-value} = 0.97$). We also found no clear relationship between early life risk-taking and survival from 4 to 7 years. Cumulative trappability index was not correlated with age of death and the interaction with mortality type was not significant (Table 2.4). There seemed to be a weak tendency for risk-taking males to be shot at a younger age, but live longer when dying of natural cause (Figure 2.3d).

2.6 Discussion

Our study revealed that risk-taking behaviour was correlated with and partly caused faster horn growth in male bighorn sheep. In turn, fast-growing males could be shot at a younger age. We thus, expected survival during the hunting season to be lower for higher risk-taking individuals. Instead, we found higher survival of more risk-prone males in their early years but no clear effect of behaviour on survival later in life or during harvest. Overall, despite a positive link between risk-taking behaviour and horn growth and horn growth and availability to hunters, we found no evidence of artificial selection on risk-taking behaviour induced by size-selective harvests.

Table 2.4 Models linking risk-taking behaviour and survival of bighorn sheep males on Ram Mountain, Alberta, Canada.

Variables	Coef.	se	CI	n
Yearlings				265
Intercept	1.653	0.216	1.318 – 2.242	
Cumulative Trappability	0.314	0.119	0.088 – 0.588	
Density	0.044	0.190	-0.337 – 0.427	
2 years old				208
Intercept	2.155	0.302	1.736 – 3.250	
Cumulative Trappability	0.356	0.154	0.056 – 0.749	
Density	-0.458	0.273	-1.116 – 0.084	
3 years old				179
Intercept	1.874	0.275	1.497 – 2.951	
Cumulative Trappability	0.127	0.130	-0.168 – 0.440	
Density	0.038	0.252	-0.499 – 0.651	
4+ years old				72
Intercept	5.231	0.208	4.798 – 5.639	
Cumulative Trappability	0.078	0.115	-0.151 – 0.320	
Harvested	0.140	0.246	-0.375 – 0.685	
CumulativeTrappability: Harvested	-0.159	0.155	-0.461 – 0.130	

s.e stands for standard error; CI is the 95% confidence interval obtained from 1000 iterations of parametric bootstrapping. All models included a random intercept for cohort. The model describing survival of males after 4 years also included a random intercept of year of death and was limited to the period when the population was hunted (only males that died before 1996). Harvested is a binomial variable indicating whether a male was shot (1) or was presumed to die of natural cause (0).

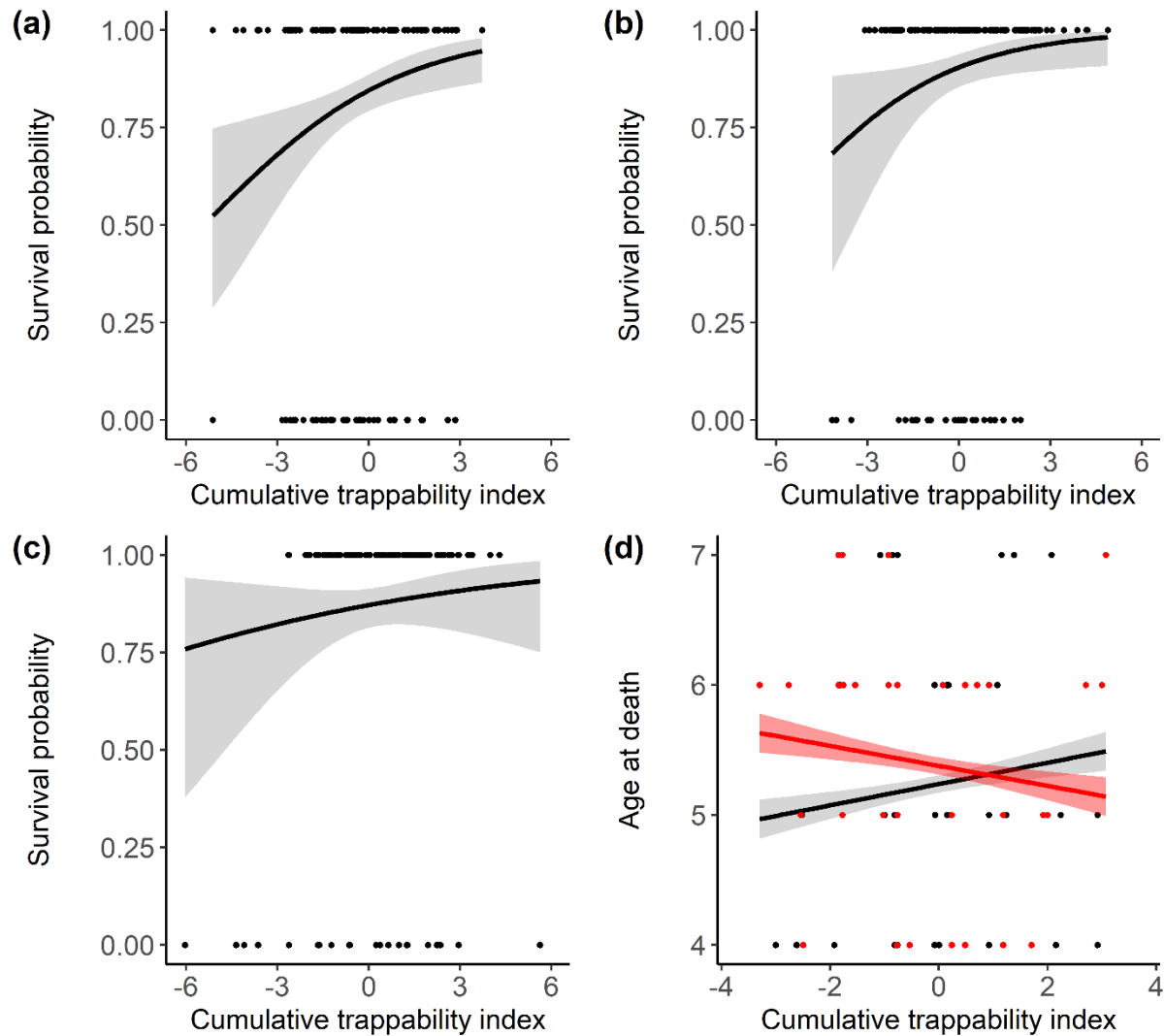


Figure 2.3 Relationship between risk-taking behaviour and survival of bighorn sheep males at Ram Mountain, Alberta, Canada.

Survival as a function of cumulative trappability index of (a) yearling ($n = 265$), (b) 2 years old ($n = 208$) and (c) 3 years old ($n = 179$) males. (d) Age at death of males that died between 4 and 7 years of age as a function of their cumulative trappability index and the type of mortality ($n = 72$). Males that died of natural cause are in black and males that were shot in red. In all graphs, dots represent observed values, lines illustrate model predictions and shaded areas corresponds to the 95% confidence interval of model predictions. See Table 2.4 for statistics.

Males consistently differed in risk-taking and horn growth which indicates that consistent individual differences in behaviour and growth can occur in wild terrestrial populations. This also provides the basis for a harvest-induced selection on traits that are repeatable at the individual level, as proposed in fisheries (Arlinghaus et al., 2017; Diaz Pauli & Sih, 2017; Jørgensen et al., 2007). A previous study on females of the same population also reported consistent differences in risk-taking, but did not investigate whether this behaviour was linked to growth (Réale et al., 2000). We found that risk-taking was indeed associated with greater horn growth. Similar results were reported in some aquatic systems where higher risk acceptance was associated with faster growth (e.g. Biro, Adriaenssens, & Sampson, 2014). A previous study on males of the same population found no correlation between either risk-taking or handling behaviour and horn length (Réale et al., 2009). Male behavioural traits in Réale et al. (2009) were, however, estimated based on the behaviour of related females. We used actual measures of male behaviour using field observations. Research on associations between life-history and behavioural traits was mostly done in laboratories or under controlled conditions (Biro & Stamps, 2008). It was suggested that such associations might not be as straightforward in complex environments and that future studies should focus on natural populations (Adriaenssens & Johnsson, 2009). Our results suggest that a positive correlation between behaviour and growth can in fact occur in the wild.

Consistent individual differences in energy metabolism and motivational processes have been suggested to promote differences in behaviours linked to energy consumption and acquisition, providing a mechanistic framework linking behavioural and life-history traits (Biro & Stamps, 2010; Careau et al., 2008). Using a causal inference framework, we found evidence that growth was affected by behaviour. The best fitting model had risk-taking causing greater horn growth, but the causal link between growth and behaviour was non-significant. Therefore, behaviour probably plays a limited role in the horn growth of males, but some other unmeasured variables might have a greater causal role. Lower early-life density also caused greater horn growth, which in return, caused increased chances of being available to hunters before the age when large horns provide a reproductive advantage (Coltman et al., 2002). This represents a rarely documented

causal mechanism that could explain how common harvesting strategies based on minimum size requirements can also select on behavioural traits.

Risk-taking was positively associated with survival in early-life, a period of major horn growth (~75% of asymptotic length) (Bonenfant et al., 2009) and where risk-taking was correlated with greater growth. Hence, we showed that risk-taking in a resource acquisition context - individuals who enter the trap have access to salt at the risk of being caught and handled - was positively associated with growth and survival. We did not, however, find the expected links between overall early life risk-taking and survival later in life and during harvest. Our results do not support the hypothesis that consistent individual differences in behaviour are maintained through a growth-mortality trade-off. Instead, reproductive activities might play an important role in the maintenance of such differences in males (Biro & Stamps, 2008; Stamps, 2007). Risk proneness was associated with higher weaning success and earlier primiparity in females of this population (Réale et al., 2000) indicating that links between behavioural and reproductive traits exist in this system.

We found no clear evidence of a harvest-induced selection on behaviour. Previous studies that found harvest-induced selection on behavioural traits in wild terrestrial populations (Ciuti et al., 2012; Leclerc et al., 2019; Lone et al., 2015) used direct measures of individual activity and space use during the hunting season. We used a measure of overall risk-taking in early-life, many years before harvest for some males. Even if males showed consistent individual differences in overall risk-taking, it is possible their behaviour might change at the onset of the hunting season (Lone et al., 2015) and/or later in life (Ciuti et al., 2012). Hunter selection on risk-taking behaviour might also be reduced in this species because mature males (4+ years old) are gregarious (Festa-Bianchet, 1991). Spotting one individual might lead to the discovery of a group of males. In that case, trophy hunters would likely select the biggest male in the group independently of its behaviour. The positive correlation between risk-taking and growth still

leaves the possibility of harvest-induced selection on behaviour through the removal of the largest-horned males at a younger age.

Our results, combined with previous studies (Ciuti et al., 2012; Leclerc et al., 2019; Lone et al., 2015), that found varying selection on behaviour in different harvested species, highlight the difficulty in formulating general predictions about harvest-induced selection on behaviour. Exploring causal mechanisms might help make more accurate inferences on how behaviour affects fitness in personality studies, and evaluate the potential for harvest to drive selection on behaviour in wild animal populations. Most selection analyses focus on correlation between phenotypic and fitness traits and assume causality (Kruuk, Merilä, & Sheldon, 2003). Covariance between two or more variables, however, does not imply direct causation and can instead be a result of both variables being caused by an unknown variable (Shipley, 2016). The nature of this unknown variable becomes important when considering potential selection on the measured variables, e.g. behavioural traits. Correlations between phenotypical traits and their covariance with fitness components can arise if environmental conditions affect each trait independently or because of autocorrelation in fitness, giving biased impressions of selection (Kruuk et al., 2003; Marrot, Garant, & Charmantier, 2015). If, on the other hand, there is a direct cause between phenotypic traits and fitness, or if the correlation is caused by a certain “type” of individual or a certain physiological characteristic, then we could expect selection on the measured traits. For example, if a behavioural trait is causally linked with growth or body size, which in turn causes differences in vulnerability, harvest-induced selection on behaviour as a result of the removal of individuals based on size criteria can be expected, as suggested by Biro & Sampson (2015). Future studies should also, if possible, use repeated measures of multiple behavioural traits in a multivariate framework to better quantify individual behaviour and test whether they correlate together and with life-history traits across ecological gradients (Montiglio et al., 2018).

2.7 Acknowledgements

We thank Jon Jorgenson, Chiarastella Feder, Anne Hubbs and Alberta Fish & Wildlife for their support of the Ram Mountain research programme, and all students and assistants who worked on this programme over decades. We thank M. Festa-Bianchet for discussions, insights and comments on earlier versions which greatly improved this manuscript. P.O.C. was financially supported by NSERC and FRQNT. F.P. was funded by NSERC discovery grant and by the Canada research Chair in Evolutionary Demography and Conservation. Additional support was provided by the Alberta Conservation Association. Animal-handling procedures were approved by the animal care committee of the University of Sherbrooke.

2.8 Authors' Contributions

F.P. and P.O.C. conceived the ideas and designed methodology; P.O.C. analysed the data and led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication. The authors declare that they have no conflict of interest.

2.9 Data Availability Statement

Data will be stored on Dryad Digital Repository upon acceptance of the paper.

2.10 References

- Adriaenssens, B., & Johnsson, J. I. (2009). Personality and life-history productivity: consistent or variable association? *Trends in Ecology and Evolution*, 24(4), 179–180. doi:10.1038/news.2008.1312
- Allendorf, F. W., England, P. R., Luikart, G., Ritchie, P. A., & Ryman, N. (2008). Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(6), 327–337. doi:10.1016/j.tree.2008.02.008
- Arlinghaus, R., Alós, J., Klefoth, T., Laskowski, K., Monk, C. T., Nakayama, S., & Schröder, A. (2016). Consumptive tourism causes timidity, rather than boldness, syndromes: a response to Geffroy et al. *Trends in Ecology and Evolution*. 31(2), 92–94. doi:10.1016/j.tree.2015.11.008
- Arlinghaus, R., Laskowski, K. L., Alós, J., Klefoth, T., Monk, C. T., Nakayama, S., & Schröder, A. (2017). Passive gear-induced timidity syndrome in wild fish populations and its potential ecological and managerial implications. *Fish and Fisheries*, 18(2), 360–373. doi:10.1111/faf.12176
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01
- Biro, P. A. (2013). Are most samples of animals systematically biased? Consistent individual trait differences bias samples despite random sampling. *Oecologia*, 171(2), 339–345. doi:10.1007/s00442-012-2426-5
- Biro, P. A., Adriaenssens, B., & Sampson, P. (2014). Individual and sex-specific differences in intrinsic growth rate covary with consistent individual differences in behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 83(5), 1186–1195. doi:10.1111/1365-2656.12210
- Biro, P. A., & Dingemanse, N. J. (2009). Sampling bias resulting from animal personality. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(2), 66–67. doi:10.1016/j.tree.2008.11.001

- Biro, P. A., & Post, J. R. (2008). Rapid depletion of genotypes with fast growth and bold personality traits from harvested fish populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(8), 2919–2922. doi:10.1073/pnas.0708159105
- Biro, P. A., & Sampson, P. (2015). Fishing directly selects on growth rate via behaviour: implications of growth-selection that is independent of size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282: 20142283. doi:10.1098/rspb.2014.2283
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology and Evolution*, 23(7), 361–368. doi:10.1016/j.tree.2008.04.003
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2010). Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology and Evolution*, 25(11), 653–659. doi:10.1016/j.tree.2010.08.003
- Bonenfant, C., Pelletier, F., Garel, M., & Bergeron, P. (2009). Age-dependent relationship between horn growth and survival in wild sheep. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 161–171. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01477.x
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23–35. doi:10.1007/s00265-010-1029-6
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M. M., & Réale, D. (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, 117(5), 641–653. doi:10.1111/j.2008.0030-1299.16513.x
- Chung, Y., Rabe-Hesketh, S., Dorie, V., Gelman, A., & Liu, J. (2013). A nondegenerate penalized likelihood estimator for variance parameters in multilevel models. *Psychometrika*, 78(4), 685–709. doi:https://doi.org/10.1007/s11336-013-9328-2
- Ciuti, S., Muhly, T. B., Paton, D. G., McDevitt, A. D., Musiani, M., & Boyce, M. S. (2012). Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1746), 4407–4416. doi:10.1098/rspb.2012.1483

- Coltman, D. W., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J. T., & Strobeck, C. (2002). Age-dependent sexual selection in bighorn rams. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1487), 165–172. doi:10.1098/rspb.2001.1851
- Coltman, D. W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J. T., Hogg, J. T., Strobeck, C., & Festa-Bianchet, M. (2003). Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, 426(6967), 655–658. doi:10.1038/nature02177
- Darimont, C. T., Carlson, S. M., Kinnison, M. T., Paquet, P. C., Reimchen, T. E., & Wilmers, C. C. (2009). Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(3), 952–954. doi:10.1073/pnas.0809235106
- Darimont, C. T., Fox, C. H., Bryan, H. M., & Reimchen, T. E. (2015). The unique ecology of human predators. *Science*, 349(6250), 858–860. doi:10.1126/science.aac4249
- Diaz Pauli, B., & Sih, A. (2017). Behavioural responses to human-induced change: Why fishing should not be ignored. *Evolutionary Applications*, 10(3), 231–240. doi:10.1111/eva.12456
- Diaz Pauli, B., Wiech, M., Heino, M., & Utne-Palm, A. C. (2015). Opposite selection on behavioural types by active and passive fishing gears in a simulated guppy *Poecilia reticulata* fishery. *Journal of Fish Biology*, 86(3), 1030–1045. doi:10.1111/jfb.12620
- Dochtermann, N. A., Schwab, T., & Sih, A. (2015). The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798), 20142201. doi:10.1098/rspb.2014.2201
- Festa-Bianchet, M. (1991). The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Animal Behaviour*, 42(1), 71–82. doi:10.1016/S0003-3472(05)80607-4
- Festa-Bianchet, M. (2003). Exploitative Wildlife Management as a Selective Pressure for Life-History Evolution of Large Mammals. In Festa-Bianchet, M., Apollonio, M. (Eds.), *Animal Behaviour and Wildlife Conservation*, Island Press, Washington, D.C., pp. 191-207.

- Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., Jorgenson, J. T., Feder, C., & Hubbs, A. (2014). Decrease in horn size and increase in age of trophy sheep in Alberta over 37 years. *Journal of Wildlife Management*, 78(1), 133–141. doi:10.1002/jwmg.644
- Gamelon, M., Besnard, A., Gaillard, J.-M., Servanty, S., Baubet, E., Brandt, S., & Gimenez, O. (2011). High hunting pressure selects for earlier birth date: Wild boar as a case study. *Evolution*, 65(11), 3100–3112. doi:10.1111/j.1558-5646.2011.01366.x
- Geist, V. (1966). Validity of Horn Segment Counts in Aging Bighorn Sheep. *The Journal of Wildlife Management*, 30(3), 634–635.
- Jolly, C. J., Webb, J. K., Gillespie, G. R., Hughes, N. K., & Phillips, B. L. (2019). Bias averted: personality may not influence trappability. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73: 129. doi:10.1007/s00265-019-2742-4
- Jørgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E. S., Arlinghaus, R., Boukal, D. S., Brander, K., ... Rijnsdorp, A. D. (2007). Managing evolving fish stocks. *Science*, 318(5854), 1247–1248. doi:10.1126/science.1148089
- Jorgenson, J. T., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., & Wishart, W. D. (1997). Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology*, 78(4), 1019–1032. doi:10.1890/0012-9658(1997)078[1019:EOASDA]2.0.CO;2
- Jorgenson, J. T., Festa-Bianchet, M., & Wishart, W. D. (1998). Effects of population density on horn development in bighorn rams. *The Journal of Wildlife Management*, 62(3), 1011–1020. doi:10.2307/3802554
- Jorgenson, J. T., Festa-Bianchet, M., & Wishart, W. D. (1993). Harvesting bighorn ewes: consequences for population size and trophy ram production. *Journal of Wildlife Management*, 57(3), 429–435. doi:10.2307/3809267
- Kruuk, L. E. B., Merilä, J., & Sheldon, B. C. (2003). When environmental variation short-circuits natural selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(5), 207–209. doi:10.1016/S0169-5347(03)00073-9

- Leclerc, M., Zedrosser, A., & Pelletier, F. (2017). Harvesting as a potential selective pressure on behavioural traits. *Journal of Applied Ecology*, 54(6), 1941-1945. doi:10.1111/1365-2664.12893
- Leclerc, M., Zedrosser, A., Swenson, J. E., & Pelletier, F. (2019). Hunters select for behavioral traits in a large carnivore. *Scientific Reports*, 9(1), 12371. doi:10.1038/s41598-019-48853-3
- Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5), 573–579. doi:10.1111/2041-210X.12512
- Lone, K., Egil, L., Meisingset, E. L., Stamnes, I., & Mysterud, A. (2015). An adaptive behavioural response to hunting: surviving male red deer shift habitat at the onset of the hunting season. *Animal Behaviour*, 102, 127–138. doi:10.1016/j.anbehav.2015.01.012
- Marrot, P., Garant, D., & Charmantier, A. (2015). Spatial autocorrelation in fitness affects the estimation of natural selection in the wild. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(12), 1474–1483. doi:10.1111/2041-210X.12448
- Mazerolle, M. J. (2017). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). *R Package Version 2.1-1*. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
- Montiglio, P. O., Dammhahn, M., Dubuc Messier, G., & Réale, D. (2018). The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72: 7. doi:10.1007/s00265-018-2526-2
- Nakagawa, S., Johnson, P.C.D., & Schielzeth, H. (2017). The coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of the Royal Society Interface*, 14: 20170213. doi:10.1098/rsif.2017.0213

- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2010). Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: A practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 85(4), 935–956. doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x
- Pelletier, F., & Coltman, D. W. (2018). Will human influences on evolutionary dynamics in the wild pervade the Anthropocene? *BMC Biology*, 16: 7. doi:10.1186/s12915-017-0476-1
- Pigeon, G., Festa-Bianchet, M., Coltman, D. W., & Pelletier, F. (2016). Intense selective hunting leads to artificial evolution in horn size. *Evolutionary Applications*, 9(4), 521–530. doi:10.1111/eva.12358
- Pigeon, G., Festa-Bianchet, M., & Pelletier, F. (2017). Long-term fitness consequences of early environment in a long-lived ungulate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1853). doi:10.1098/rspb.2017.0222
- Piñeiro, G., Perelman, S., Guerschman, J. P., & Paruelo, J. M. (2008). How to evaluate models: Observed vs. predicted or predicted vs. observed? *Ecological Modelling*, 216, 316–322. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.05.006
- Poirier, M. A., & Festa-Bianchet, M. (2018). Social integration and acclimation of translocated bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *Biological Conservation*, 218(February), 1–9. doi:10.1016/j.biocon.2017.11.031
- Poissant, J., Réale, D., Martin, J. G. A., Festa-Bianchet, M., & Coltman, D. W. (2013). A quantitative trait locus analysis of personality in wild bighorn sheep. *Ecology and Evolution*, 3(3), 474–481. doi:10.1002/ece3.468
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P.-O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4051–4063. doi:10.1098/rstb.2010.0208
- Réale, Denis, & Festa-Bianchet, M. (2003). Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*, 65(3), 463–470. doi:10.1006/anbe.2003.2100

- Réale, Denis, Gallant, B. Y., Leblanc, M., & Festa-Bianchet, M. (2000). Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, 60(5), 589–597. doi:10.1006/anbe.2000.1530
- Réale, Denis, Martin, J. G. A., Coltman, D. W., Poissant, J., & Festa-Bianchet, M. (2009). Male personality, life-history strategies and reproductive success in a promiscuous mammal. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(8), 1599–1607. doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01781.x
- Royauté, R., Berdal, M. A., Garrison, C. R., & Dochtermann, N. A. (2018). Paceless life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72: 64. doi:10.1007/s00265-018-2472-z
- Sharpe, D. M. T., & Hendry, A. P. (2009). Life history change in commercially exploited fish stocks: An analysis of trends across studies. *Evolutionary Applications*, 2(3), 260–275. doi:10.1111/j.1752-4571.2009.00080.x
- Shipley, B. (2013). The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test. *Ecology*, 94(3), 560–564. doi:10.1890/12-0976.1
- Shipley, B. (2016). *Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference with R* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9781139979573
- Stamps, J. A. (2007). Growth-mortality tradeoffs and “personality traits” in animals. *Ecology Letters*, 10(5), 355–363. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x
- Stoffel, M. A., Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2017). rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(11), 1639–1644. doi:10.1111/2041-210X.12797
- Sullivan, A. P., Bird, D. W., & Perry, G. H. (2017). Human behaviour as a long-term ecological driver of non-human evolution. *Nature Ecology and Evolution*, 1(3), 1–11. doi:10.1038/s41559-016-0065

Uusi-Heikkilä, S., Whiteley, A. R., Kuparinen, A., Matsumura, S., Venturelli, P. A., Wolter, C., Slate, J., Primmer, C. R., Meinelt, T., Killen, S. S., Bierbach, D., Polverino, G., Ludwig A., & Arlinghaus, R. (2015). The evolutionary legacy of size-selective harvesting extends from genes to populations. *Evolutionary Applications*, 8(6), 597–620. doi:10.1111/eva.12268

Van de Walle, J., Pigeon, G., Zedrosser, A., Swenson, J. E., & Pelletier, F. (2018). Hunting regulation favors slow life histories in a large carnivore. *Nature Communications*, 9: 1100. doi:10.1038/s41467-018-03506-3

Walsh, M. R., Munch, S. B., Chiba, S., & Conover, D. O. (2006). Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: Impediments to population recovery. *Ecology Letters*, 9(2), 142–148. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00858.x

Wilson, A. D. M., Binder, T. R., McGrath, K. P., Cooke, S. J., & Godin, J. G. J. (2011). Capture technique and fish personality: Angling targets timid bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(5), 749–757. doi:10.1139/f2011-01

2.11 Supporting information

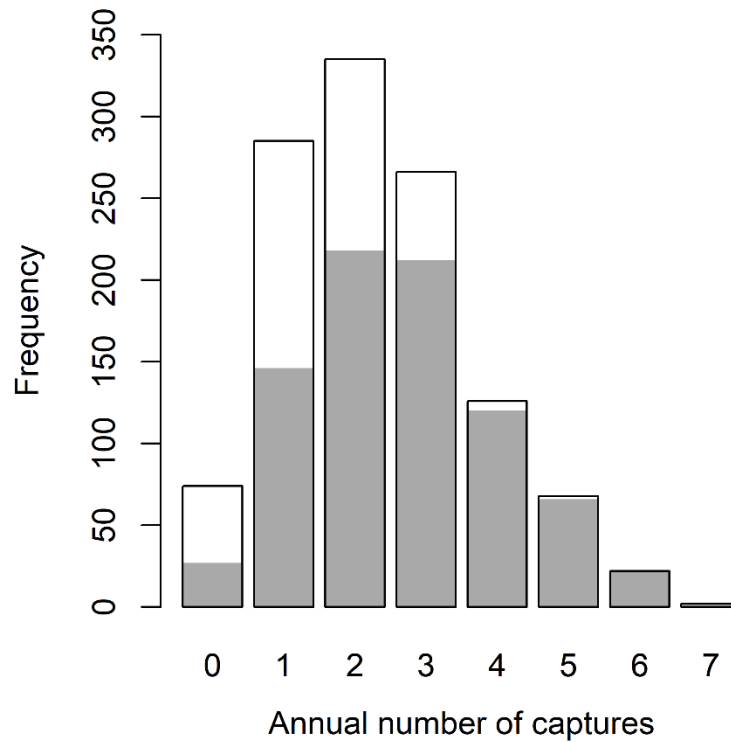


Figure S2.1 Distribution of the annual number of captures of male bighorn sheep at Ram Mountain, Alberta, Canada.

Full bars represent the distribution for the full dataset (1178 observations on 273 rams aged 1 to 14 years). Shaded area corresponds to the distribution of males aged 1 to 4 (813 observations on 273 individuals).

Table S2.1 Models describing annual horn growth of male bighorn sheep aged 1 to 4 years at Ram Mountain, Alberta, Canada.

Candidate Model	k	ΔAIC_c	w_i
Age + Age ² + Density	10	0.00	0.69
Age + Age ²	9	1.57	0.31
Density	8	317.33	0
Null model	7	317.70	0

k is the number of estimated parameters; ΔAIC_c , the difference in AICc between the model and the lowest AICc model and w_i is the AICc weight. All candidate models included random intercepts of ID, cohort and year as well as a random slope of age on ID. (n = 648).

Table S2.2 Summary of the model selected to estimate missing annuli and describing annual horn growth of male bighorn sheep aged 1 to 4 years at Ram Mountain, Alberta, Canada.

Fixed effects			
Variable	Estimate	s.e	CI
Intercept	2.654	0.020	2.613 – 2.694
Age	-4.386	0.207	-4.764 – -3.966
Age ²	-1.399	0.122	-1.640 – -1.156
Density	-0.036	0.019	-0.074 – 0.004
Random effects			
Group	Name	Variance	s.d.
ID	Intercept	0.041	0.203
	Age	0.005	0.072
Year	Intercept	0.009	0.093
Cohort	Intercept	0.003	0.054
Residual		0.011	0.106

s.e stands for standard error; CI is the 95% confidence interval obtained from 1000 iterations of parametric bootstrapping and s.d is the standard deviation. Annual horn growth was log transformed. (n = 648).

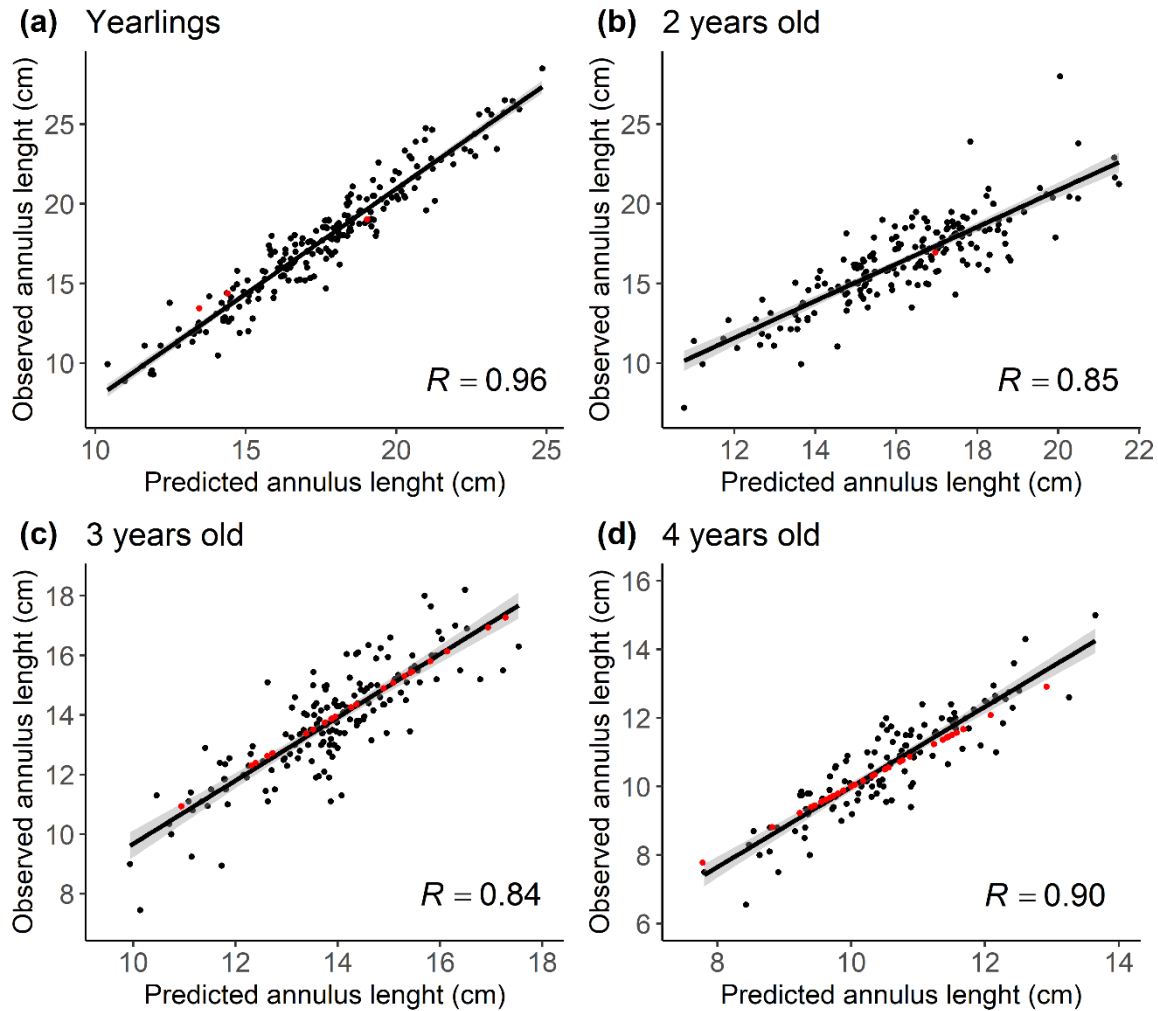


Figure S2.2 Correlation between observed and predicted values from the best model describing horn growth of male bighorn sheep aged 1 to 4 years at Ram Mountain, Alberta, Canada.

(a) For 1-year old ($n = 208$, 3 missing annuli). (b) For 2-years old ($n = 177$, 1 missing annulus). (c) For 3-years old ($n = 175$, 23 missing annuli). (d) For 4-years old ($n = 149$, 34 missing annuli). Black dots correspond to comparison between observed and predicted values of annual horn growth. Red dots represent the predictions of the best model for missing values. Lines are linear regressions illustrating the correlation between the observed and the predicted values.

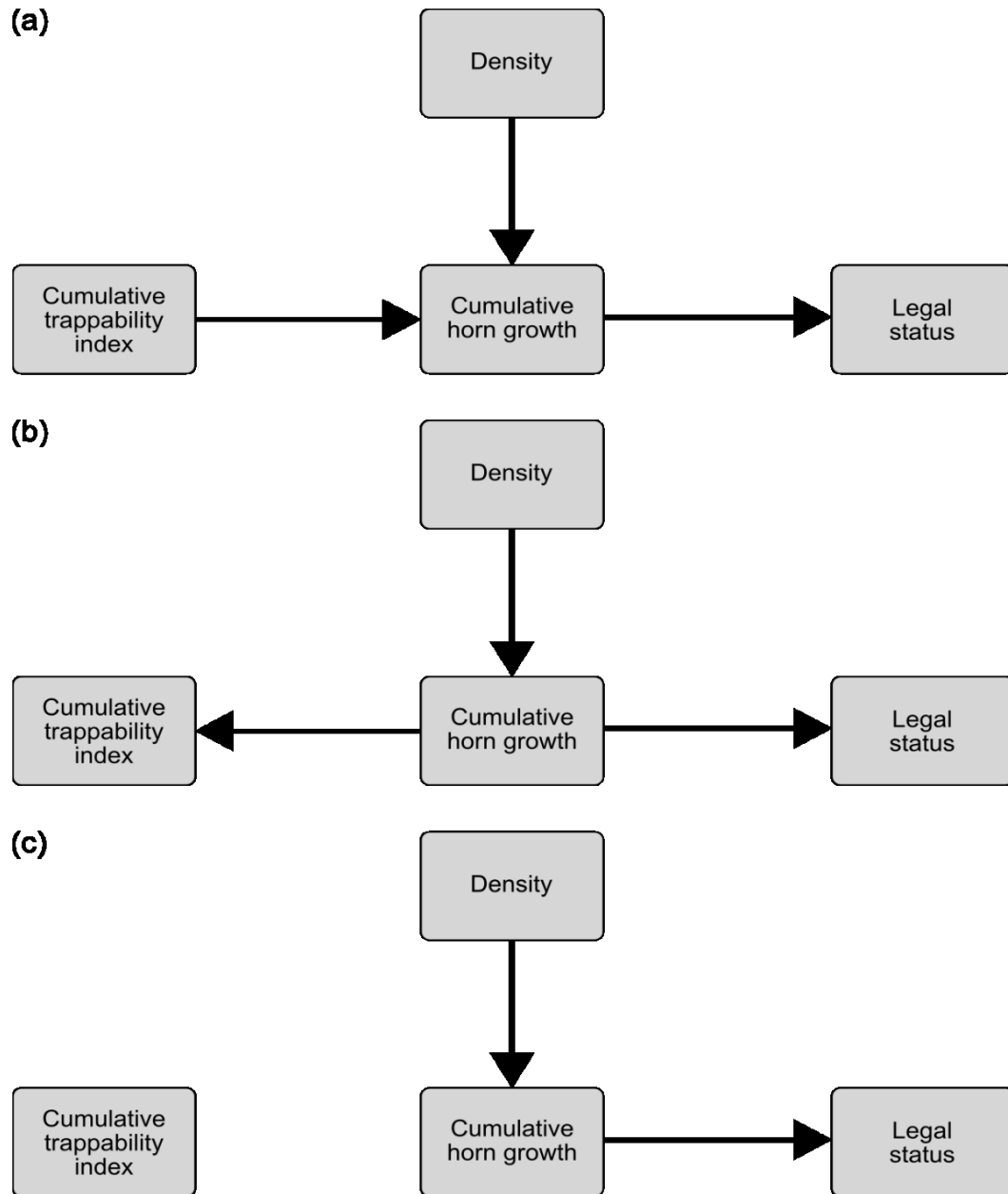


Figure S2.3 Directed Acyclic Graphs (DAGs) for three causal hypotheses linking early-life population density, risk-taking behaviour and horn growth to legal status at 6 years old of male bighorn sheep at Ram Mountain, Alberta, Canada.

Arrows represent directional causal links. The hypotheses differ in the causal relationship of behaviour and horn growth. In (a), behaviour cause growth, in (b), growth causes behaviour and in (c), There is no direct causal link between behaviour and growth.

CHAPITRE 3

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

3.1 Retour sur les résultats

L'objectif général de ce projet était de vérifier si la chasse aux trophées d'une population sauvage de mouflons d'Amérique entraînait une sélection sur le comportement de prise de risque des béliers. Pour ce faire, j'avais établi une série d'objectifs spécifiques qui représentaient en quelque sorte une série d'étapes me permettant de répondre à ce questionnement. J'ai d'abord montré que les béliers présentaient des différences répétables dans leur comportement de prise de risque et leur croissance des cornes. La présence de traits répétables au niveau individuel fournissait entre autres un indice qu'une sélection sur le comportement à l'échelle individuelle pouvait potentiellement agir dans cette population. J'ai ensuite montré qu'une plus grande propension au risque était associée à une plus grande croissance des cornes. Ce résultat suggérait que la récolte sélective des béliers qui possèdent une croissance rapide des cornes pourrait aussi sélectionner sur le comportement de prise de risque. J'ai donc exploré le mécanisme causal derrière cette association et j'ai trouvé qu'une prise de risque accrue causait en partie une croissance des cornes plus élevée, ce qui en retour rendait les béliers disponibles plus rapidement aux chasseurs. Ceci allait dans le sens des résultats précédents et suggérait encore une fois qu'une pression de sélection sur le comportement en réponse à l'exploitation humaine était possible dans cette population. J'ai finalement évalué comment le comportement de prise de risque affectait la survie des béliers. Une plus grande prise de risque était associée à une meilleure survie des béliers en bas âge, mais n'avait aucun effet sur la survie des béliers matures soumis à l'exploitation. Dans l'ensemble, malgré un lien positif entre la prise de risque, la croissance des cornes et la disponibilité aux chasseurs, je n'ai trouvé aucune indication d'une pression de sélection agissant sur le comportement de prise de risque induite par la chasse aux trophées d'une population sauvage de mouflons d'Amérique.

3.2 Discussion générale

La population de mouflons d'Amérique de Ram Mountain a été exploitée par une chasse aux trophées pendant plusieurs décennies. L'exploitation était intense puisqu'un bélier considéré légal pour la chasse avait environ 40% de chance d'être récolté chaque saison de chasse (Coltman et al., 2003). Des méthodes d'exploitation similaires avaient mené à une sélection contre des traits comportementaux qui augmentaient la visibilité dans d'autres populations d'ongulés (Ciuti et al., 2012; Lone et al., 2015). Je m'attendais donc à ce qu'un comportement de prise de risque plus élevée augmente la probabilité que les individus soient détectés par les chasseurs, ce qui entraînerait une mortalité par la chasse biaisée vers des béliers avec une plus grande propension au risque. De plus, comme la chasse au trophée est par réglementation sélective en fonction de la taille (Festa-Bianchet et al., 2014), j'ai également émis l'hypothèse qu'un lien positif entre la prise de risque et la croissance des cornes amplifierait ce phénomène. Pourtant, je n'ai détecté aucune sélection sur le comportement induite par la chasse aux trophées de la population de mouflons de Ram Mountain.

Plusieurs raisons pourraient expliquer cette absence de sélection. D'abord, j'ai utilisé une mesure de la prise de risque globale des béliers en début de vie, plusieurs années avant d'être disponible à la récolte pour certains. Même si les mâles présentaient des différences individuelles répétables dans leur prise de risque globale, il est possible que leur comportement puisse changer au début de la saison de chasse (Lone et al., 2015) et/ou plus tard dans la vie (Ciuti et al., 2012). La sélection des chasseurs sur les comportements qui augmentent la visibilité des individus, comme une plus grande prise de risque, pourrait également être réduite chez le mouflon d'Amérique parce que les béliers matures (4 ans et plus) sont grégaires (Festa-Bianchet, 1991). Ainsi, repérer un individu pourrait mener à la découverte d'un groupe de mâles. Dans ce cas, les chasseurs choisiraient probablement l'individu aux plus grosses cornes dans le groupe, indépendamment de son comportement.

Mes résultats montrent toutefois que le comportement de prise de risque est lié positivement à la croissance des cornes et devrait donc augmenter la vulnérabilité à la chasse due à l'atteinte plus rapide du statut de mâle légal. Ainsi, la chasse aux trophées pourrait tout de même entraîner une sélection indirecte sur le comportement par la récolte sélective des mâles aux plus grosses cornes. Cependant, une corrélation entre deux variables n'implique pas un lien causal direct et peut plutôt être le résultat du fait que les variables sont toutes deux causées par une même variable non-identifiée (Shiple, 2016). Mes résultats suggèrent que la croissance des cornes, bien que corrélée positivement à la prise de risque, n'est causée qu'en partie par ce trait comportemental et qu'une autre variable non-mesurée joue probablement un rôle causal plus important. La nature de cette variable demeure inconnue, mais il est possible que cette variable soit d'origine environnementale et donc que la corrélation entre la prise de risque et la croissance soit en grande partie dû à une covariance environnementale (Kruuk, Merilä, & Sheldon, 2003). L'environnement maternel pourrait par exemple jouer un rôle. Plusieurs femelles viennent à la trappe sans leur agneau alors que d'autres viennent accompagnée de leur jeune. Il est possible que les « meilleures » mères, i.e. celles qui investissent le plus dans leur progéniture, ait moins tendance à partir sans leur agneau et soit plus souvent capturée en compagnie de leur jeune. Ainsi, un agneau pourrait avoir un avantage en croissance en début de vie, dû à un plus grand investissement de sa mère, tout en étant plus habitué au processus de trappage très tôt dans sa vie, ce qui pourrait affecter sa perception du risque face à la trappe et augmenter son nombre de captures. Dans ce cas, la sélection provoquée par le retrait des individus qui croissent rapidement agirait sur cette variable environnementale et non sur le comportement. Ceci pourrait expliquer pourquoi je ne détecte pas de sélection sur le comportement de prise de risque malgré sa corrélation positive avec la croissance des cornes dans un contexte d'exploitation sélective sur la taille et la croissance des cornes.

Globalement, mes résultats illustrent la difficulté de faire des prédictions générales concernant la sélection induite par l'exploitation humaine de populations sauvages en milieu terrestre. Ils soulignent aussi l'importance de considérer les subtilités des différentes méthodes d'exploitation et de bien connaître les caractéristiques écologiques des espèces exploitées. Par

exemple, la chasse aux wapitis et aux cerfs élaphe est similaire à la chasse aux mouflons dans le sens où les chasseurs doivent d'abord apercevoir un individu avant de pouvoir l'évaluer et décider s'ils vont le récolter ou non. Ainsi, on peut formuler l'hypothèse selon laquelle des traits de comportements qui augmentent la visibilité devraient augmenter la probabilité qu'un individu se présente comme une cible potentielle pour un chasseur (Leclerc et al., 2017). Des études sur *C. canadensis* et *C. elaphus* ont d'ailleurs conclu que la chasse sportive sélectionnait contre les individus plus actifs et qui utilisaient plus les habitats ouverts durant la saison de chasse (Ciuti et al., 2012; Lone et al., 2015). Les résultats de mon projet suggèrent par contre qu'une plus grande prise de risque n'affecte pas la vulnérabilité des mouflons d'Amérique à la chasse, potentiellement parce que les mâles matures se tiennent en groupe contrairement aux wapitis et aux cerfs élaphe. Inversement des méthodes d'exploitation comme la chasse à l'ours brun scandinave, où des chiens sont utilisés pour trouver les cibles des chasseurs semblent favoriser les individus plus actifs (Leclerc et al., 2019).

3.3 Perspectives futures

Les résultats de mon projet soulignent que les futures études s'attardant aux pressions de sélection causées par l'exploitation humaine de populations sauvages sur le comportement auraient avantage à explorer les mécanismes de causalité. Particulièrement lorsqu'il s'agit de mesurer une sélection indirecte sur le comportement par le retrait sélectif d'individus basé sur des traits morphologiques. Il a effectivement été suggéré que la croissance pouvait être liée à des traits comportementaux (Biro et al., 2014) et donc que le retrait des individus les plus gros par l'exploitation pouvait entraîner une sélection sur le comportement. Or, ces travaux ont été réalisés dans des conditions contrôlées en laboratoire ce qui permet d'établir des relations claires de cause à effet (Diaz Pauli & Heino, 2014). En milieu naturel, les individus font face à des conditions environnementales changeantes et comme mentionné précédemment, la covariance entre deux variables ne peut pas être associée automatiquement à une relation directe de causalité (Shiple, 2016). On devrait par exemple s'attendre à une sélection sur le

comportement en réponse au retrait sélectif des individus les plus gros seulement si un lien de causalité clair a été établi entre le comportement et la croissance ou bien si la corrélation entre ces deux traits est causée par une variable intrinsèque comme un certain " type " d'individu ou certaines caractéristiques physiologiques. En milieu terrestre, l'exploitation est souvent sélective sur certains traits morphologiques particuliers (Kuparinen & Festa-Bianchet, 2017). Mieux comprendre les relations de causalité entre les traits morphologiques sous-sélection et les traits comportementaux permettraient donc de mieux prédire les potentielles pressions de sélection causées par l'exploitation humaine sur le comportement.

Mes résultats, combinés à la littérature disponible, suggèrent aussi qu'il est présentement difficile de faire des prédictions générales concernant la direction de la sélection induite par l'exploitation humaine en milieu terrestre. Comme je l'ai décrit précédemment, celle-ci semble affectée par la méthode d'exploitation et les caractéristiques écologiques des espèces exploitées (voir aussi Leclerc et al., 2019). Pourtant, en milieu terrestre, les études mesurant la sélection induite par l'exploitation humaine sont surtout concentrées sur un seul groupe, les ongulés (Kuparinen & Festa-Bianchet, 2017). Des futures études sur une plus grande variété d'espèces et sur une grande diversité de méthodes d'exploitation pourraient contribuer à l'amélioration du cadre théorique et aider à générer de meilleures prédictions concernant l'effet sélectif de la chasse de populations sauvages sur le comportement.

Je n'ai pas trouvé de sélection sur le comportement des bédons en réponse à la chasse aux trophées. Cependant, j'ai utilisé une seule mesure du comportement des bédons. De futures études pourraient utiliser une approche multi-traits. Ceci permettrait d'identifier des syndromes comportementaux (Sih et al., 2004) qu'on pourrait mettre en relation avec différents traits morphologiques et d'histoire de vie pour vérifier l'existence de phénotypes intégrés (Montiglio et al., 2018; Réale et al., 2010). On pourrait ensuite vérifier comment l'exploitation sélectionne sur ces phénotypes intégrés. Ce type d'analyse est cependant très demandant en termes de données et peu de systèmes d'étude possèdent les données nécessaires. Le suivi à long terme de

la population sauvage de mouflons d'Amérique de Ram Mountain est l'un de ces systèmes. On pourrait par exemple évaluer la prise de risque (nombre de captures) et la docilité (comportement pendant la capture) (voir Réale et al., 2009), la socialité (voir Poirier & Festa-Bianchet, 2018) et la visibilité (nombre de fois observé) des individus de la population et vérifier la répétabilité de ces traits de comportement et mesurer leurs corrélations pour identifier des syndromes comportementaux. On pourrait ensuite vérifier comment ces traits sont corrélés avec la croissance des cornes, la prise de masse et le succès reproducteur afin d'identifier des phénotypes intégrés. Finalement, on pourrait évaluer comment la chasse aux trophées de cette population pendant plusieurs décennies a sélectionné sur ces phénotypes intégrés.

3.4 Conclusion

Dans ce projet, j'ai utilisé une approche intégrative combinant plusieurs méthodes statistiques pour évaluer si l'exploitation d'une population sauvage de grands mammifères terrestres imposait une pression de sélection sur le comportement de la population exploitée. Ce faisant, mon projet a permis plusieurs avancées en écologie comportementale et en gestion de la faune. J'ai d'abord montré qu'un lien entre des différences individuelles en comportement et en croissance pouvait exister dans une population sauvage exploitée en milieu terrestre et qu'une plus grande prise de risque était associée à une meilleure croissance. Ceci avait préalablement été montré seulement en milieu aquatique (Biro et al., 2014) et il avait été suggéré que de telles associations pourraient ne pas être aussi simples dans des populations naturelles (Adriaenssens & Johnsson, 2009). Par la suite, j'ai exploré un mécanisme causal rarement documenté qui pourrait expliquer comment des stratégies de gestion de l'exploitation basée sur des exigences de taille minimale pour la récolte peuvent exercer une pression de sélection sur des traits comportementaux. J'ai aussi souligné la difficulté de formuler des prédictions générales sur la direction de la sélection sur le comportement induite par l'exploitation humaine de populations sauvages en milieu terrestre. Finalement, j'ai également suggéré comment des études futures

pourraient aider à faire des prédictions plus précises sur le potentiel de l'exploitation humaine à créer des pressions de sélection sur le comportement dans des populations d'animaux sauvages.

L'étude de population sauvage de grands mammifères terrestres qui sont exploitées par l'humain est importante. L'exploitation de ces populations par la chasse aux trophées est souvent utilisée comme outil de conservation puisqu'il s'agit d'une source importante de financement pour les organismes de conservation (Leader-Williams et al., 2001). Une partie des montants obtenus dépend cependant de la disponibilité de trophées de grande qualité (Crosmarty et al., 2013; Festa-Bianchet & Lee, 2009). Or, on sait que la chasse peut causer des pressions de sélection et même mener à des changements évolutifs indésirables dans les populations exploitées (e.g. Pigeon et al., 2016). En cette période de déclin de la biodiversité (Butchart et al., 2010), il est crucial de bien comprendre comment l'exploitation affectent les populations sauvages afin d'assurer une gestion durable de ces populations.

BIBLIOGRAPHIE

- Adriaenssens, B., & Johnsson, J. I. (2009). Personality and life-history productivity: consistent or variable association? *Trends in Ecology and Evolution*, 24(4), 179–180.
doi:10.1038/news.2008.1312
- Allendorf, F. W., England, P. R., Luikart, G., Ritchie, P. A., & Ryman, N. (2008). Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(6), 327–337. doi:10.1016/j.tree.2008.02.008
- Allendorf, F. W., & Hard, J. J. (2009). Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 9987–9994. doi:10.1073/pnas.0901069106
- Andersen, K. H., Marty, L., & Arlinghaus, R. (2018). Evolution of boldness and life history in response to selective harvesting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 75(2), 271–281. doi:10.1139/cjfas-2016-0350
- Arlinghaus, R., Alós, J., Klefoth, T., Laskowski, K., Monk, C. T., Nakayama, S., & Schröder, A. (2016). Consumptive Tourism Causes Timidity, Rather Than Boldness, Syndromes: A Response to Geffroy et al. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(2), 92–94.
doi:10.1016/j.tree.2015.11.008
- Arlinghaus, R., Laskowski, K. L., Alós, J., Klefoth, T., Monk, C. T., Nakayama, S., & Schröder, A. (2017). Passive gear-induced timidity syndrome in wild fish populations and its potential ecological and managerial implications. *Fish and Fisheries*, 18(2), 360–373.
doi:10.1111/faf.12176
- Biro, P. A. (2013). Are most samples of animals systematically biased? Consistent individual trait differences bias samples despite random sampling. *Oecologia*, 171(2), 339–345.
doi:10.1007/s00442-012-2426-5

- Biro, P. A., Adriaenssens, B., & Sampson, P. (2014). Individual and sex-specific differences in intrinsic growth rate covary with consistent individual differences in behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 83(5), 1186–1195. doi:10.1111/1365-2656.12210
- Biro, P. A., & Dingemanse, N. J. (2009). Sampling bias resulting from animal personality. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(2), 66–67. doi:10.1016/j.tree.2008.11.001
- Biro, P. A., & Sampson, P. (2015). Fishing directly selects on growth rate via behaviour: implications of growth-selection that is independent of size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1802), 20142283. doi:10.1098/rspb.2014.2283
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology and Evolution*, 23(7), 361–368. doi:10.1016/j.tree.2008.04.003
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2010). Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology and Evolution*, 25(11), 653–659. doi:10.1016/j.tree.2010.08.003
- Bonenfant, C., Pelletier, F., Garel, M., & Bergeron, P. (2009). Age-dependent relationship between horn growth and survival in wild sheep. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 161–171. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01477.x
- Brewer, C. E., Bleich, V. C., Foster, J., Hosch-Hebdon, T., McWhirter, D., Rominger, E., Wagner, M. W., & Wiedmann, B. P. (2014). *Bighorn Sheep : Conservation Challenges and Management Strategies for the 21st Century*. Wild Sheep Working Group, Western Association of Fish and Wildlife Agencies, Cheyenne, Wyoming, États-Unis.
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., Baillie, J. E. M. et al. (2010). Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(5982), 1164–1168. doi:10.1126/science.1187512
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M. M., & Réale, D. (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, 117(5), 641–653. doi:10.1111/j.2008.0030-1299.16513.x

- Carter, A. J., Heinsohn, R., Goldizen, A. W., & Biro, P. A. (2012). Boldness, trappability and sampling bias in wild lizards. *Animal Behaviour*, 83(4), 1051–1058.
doi:10.1016/j.anbehav.2012.01.033
- Chiyo, P. I., Obanda, V., & Korir, D. K. (2015). Illegal tusk harvest and the decline of tusk size in the African elephant. *Ecology and Evolution*, 5(22), 5216–5229.
doi:10.1002/ece3.1769
- Ciuti, S., Muhly, T. B., Paton, D. G., McDevitt, A. D., Musiani, M., & Boyce, M. S. (2012). Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1746), 4407–4416. doi:10.1098/rspb.2012.1483
- Colefax, A. P., Haywood, M. D. E., & Tibbetts, I. R. (2016). Effect of angling intensity on feeding behaviour and community structure of subtropical reef-associated fishes. *Marine Biology*, 163(4), 1–14. doi:10.1007/s00227-016-2857-3
- Coltman, D. W., Donoghue, P. O., Hogg, J. T., & Festa-bianchet, M. (2005). Selection and Genetic (Co)Variance in Bighorn Sheep. *Evolution*, 59(6), 1372–1382.
- Coltman, D. W., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J. T., & Strobeck, C. (2002). Age-dependent sexual selection in bighorn rams. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1487), 165–172. doi:10.1098/rspb.2001.1851
- Coltman, D. W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J. T., Hogg, J. T., Strobeck, C., & Festa-Bianchet, M. (2003). Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*, 426(6967), 655–658. doi:10.1038/nature02177
- Corlett, R. T. (2015). The Anthropocene concept in ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(1), 36–41. doi:10.1016/j.tree.2014.10.007
- Crosmary, W. G., Loveridge, A. J., Ndaimani, H., Lebel, S., Booth, V., Côté, S. D., & Fritz, H. (2013). Trophy hunting in Africa: Long-term trends in antelope horn size. *Animal Conservation*, 16(6), 648–660. doi:10.1111/acv.12043

- Darimont, C. T., Carlson, S. M., Kinnison, M. T., Paquet, P. C., Reimchen, T. E., & Wilmers, C. C. (2009). Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(3), 952–954. doi:10.1073/pnas.0809235106
- Darimont, C. T., Fox, C. H., Bryan, H. M., & Reimchen, T. E. (2015). The unique ecology of human predators. *Science*, 349(6250), 858–860. doi:10.1126/science.aac4249
- Diaz Pauli, B., & Heino, M. (2014). What can selection experiments teach us about fisheries-induced evolution? *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(3), 485–503. doi:10.1111/bij.12241
- Diaz Pauli, B., & Sih, A. (2017). Behavioural responses to human-induced change: Why fishing should not be ignored. *Evolutionary Applications*, 10(3), 231–240. doi:10.1111/eva.12456
- Diaz Pauli, B., Wiech, M., Heino, M., & Utne-Palm, A. C. (2015). Opposite selection on behavioural types by active and passive fishing gears in a simulated guppy *Poecilia reticulata* fishery. *Journal of Fish Biology*, 86(3), 1030–1045. doi:10.1111/jfb.12620
- Dochtermann, N. A., Schwab, T., & Sih, A. (2015). The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798). doi:10.1098/rspb.2014.2201
- Douhard, M., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., Gaillard, J.-M., & Bonenfant, C. (2016). Changes in horn size of Stone's sheep over four decades correlate with trophy hunting pressure. *Ecological Applications*, 26(1), 309–321. doi:10.1890/14-1461
- Enberg, K., Jørgensen, C., Dunlop, E. S., Heino, M., & Dieckmann, U. (2009). Implications of fisheries-induced evolution for stock rebuilding and recovery. *Evolutionary Applications*, 2(3), 394–414. doi:10.1111/j.1752-4571.2009.00077.x

- Fenberg, P. B., & Roy, K. (2008). Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: How much do we know? *Molecular Ecology*, 17(1), 209–220.
doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03522.x
- Festa-Bianchet, M., & Lee, R. (2009). Guns, Sheep, and Genes: When and Why Trophy Hunting May Be a Selective Pressure. In B. Dickson, J. Hutton, & W. M. Adams (Eds.), *Recreational Hunting, Conservation and Rural Livelihoods* (pp. 94–107). Oxford, UK: Wiley-Blackwell. doi:10.1002/9781444303179.ch6
- Festa-Bianchet, Marco. (1991). The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Animal Behaviour*, 42(1), 71–82. doi:10.1016/S0003-3472(05)80607-4
- Festa-Bianchet, Marco. (2003). Exploitative Wildlife Management as a Selective Pressure for Life-History Evolution of Large Mammals. In M. Festa-bianchet & M. Appollonio (Eds.), *Animal Behaviour and Wildlife Conservation* (pp. 191–207). Chicago: The University of Chicago Press.
- Festa-Bianchet, Marco, Coltman, D. W., Turelli, L., & Jorgenson, J. T. (2004). Relative allocation to horn and body growth in bighorn rams varies with resource availability. *Behavioral Ecology*, 15(2), 305–312. doi:10.1093/beheco/arh014
- Festa-Bianchet, Marco, King, W. J., Jorgenson, J. T., Smith, K. G., & Wishart, W. D. (1996). The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass changes in bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology*, 74(2), 330–342. doi:10.1139/z96-041
- Festa-Bianchet, Marco, Pelletier, F., Jorgenson, J. T., Feder, C., & Hubbs, A. (2014). Decrease in horn size and increase in age of trophy sheep in Alberta over 37 years. *Journal of Wildlife Management*, 78(1), 133–141. doi:10.1002/jwmg.644
- Frank, S. C., Ordiz, A., Gosselin, J., Hertel, A., Kindberg, J., Leclerc, M., Pelletier, F., Steyaert, M. J. G., Stoen, O.-G., Van de Walle, J., Zedrosser, A., & Swenson, J. E. (2017). Indirect effects of bear hunting: a review from Scandinavia. *Ursus*, 28(2), 150–164. doi:10.2192/ursu-d-16-00028.1

- Fryxell, J. M., Sinclair, A. R. E., & Caughley, G. (2014). *Wildlife ecology, conservation and management* (Third edit). West Sussex, United-Kingdom: John Wiley & Sons Ltd.
- Gamelon, M., Besnard, A., Gaillard, J.-M., Servanty, S., Baubet, E., Brandt, S., & Gimenez, O. (2011). High hunting pressure selects for earlier birth date: Wild boar as a case study. *Evolution*, 65(11), 3100–3112. doi:10.1111/j.1558-5646.2011.01366.x
- Garel, M., Cugnasse, J. M., Maillard, D., Gaillard, J. M., Hewison, A. J. M., & Dubray, D. (2007). Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecological Applications*, 17(6), 1607–1618. doi:10.1890/06-0898.1
- Heino, M., & Godo, O. R. (2002). Fisheries-Induced Selection Pressures in the Context of Sustainable Fisheries. *Bulletin of Marine Science*, 70(2), 639–656.
- Hogg, J. T., & Forbes, S. H. (1997). Mating in bighorn sheep: Frequent male reproduction via a high-risk “unconventional” tactic. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(1), 33–48. doi:10.1007/s002650050361
- Hutchings, J. A. (2005). Life history consequences of overexploitation to population recovery in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(4), 824–832. doi:10.1139/f05-081
- Hutchings, J. A., & Reynolds, J. D. (2004). Marine Fish Population Collapses: Consequences for Recovery and Extinction Risk. *BioScience*, 54(4), 297–309. doi:10.1641/0006-3568(2004)054[0297:MFPCCF]2.0.CO;2
- Jachmann, H., Berry, P. S. M., & Imae, H. (1995). Tusklessness in African elephants: a future trend. *African Journal of Ecology*, 33(3), 230–235. doi:10.1111/j.1365-2028.1995.tb00800.x
- Jørgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E. S., Arlinghaus, R., Boukal, D. S., Brander, K., ... Rijnsdorp, A. D. (2007). Managing Evolving Fish Stocks. *Science*, 318(5854), 1247–1248. doi:10.1126/science.1148089

- Jorgenson, J. T., Festa-Bianchet, M., & Wishart, W. D. (1998). Effects of population density on horn development in bighorn rams. *The Journal of Wildlife Management*, 62(3), 1011. doi:10.2307/3802554
- Kruuk, L. E. B., Merilä, J., & Sheldon, B. C. (2003). When environmental variation short-circuits natural selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(5), 207–209. doi:10.1016/S0169-5347(03)00073-9
- Kuparinen, A., & Festa-Bianchet, M. (2017). Harvest-induced evolution: insights from aquatic and terrestrial systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1712), 20160036. doi:10.1098/rstb.2016.0036
- Law, R. (2007). Fisheries-induced evolution: present status and future directions. *Marine Ecology-Progress Series*, 335, 271–277. doi:10.3354/meps335271
- Leader-Williams, N., Smith, R. J., & Walpole, M. J. (2001). Elephant hunting and conservation. *Science*, 293, 2203–2204.
- Leclerc, M., Zedrosser, A., & Pelletier, F. (2017). Harvesting as a potential selective pressure on behavioural traits. *Journal of Applied Ecology*, 54(6), 1941–1945. doi:10.1111/1365-2664.12893
- Leclerc, M., Zedrosser, A., Swenson, J. E., & Pelletier, F. (2019). Hunters select for behavioral traits in a large carnivore. *Scientific Reports*, 9, 12371. doi:10.1038/s41598-019-48853-3
- Lone, K., Loe, L. E., Meisingset, E. L., Stamnes, I., & Mysterud, A. (2015). An adaptive behavioural response to hunting: Surviving male red deer shift habitat at the onset of the hunting season. *Animal Behaviour*, 102, 127–138. doi:10.1016/j.anbehav.2015.01.012
- Madden, J. R., & Whiteside, M. A. (2014). Selection on behavioural traits during ‘ unselective ’ harvesting means that shy pheasants better survive a hunting season. *Animal Behaviour*, 87, 129–135. doi:10.1016/j.anbehav.2013.10.021

- Maxwell, S. L., Fuller, R. A., Brooks, T. M., & Watson, J. E. M. (2016). Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536(7615), 143–145. doi:10.1038/536143a
- Milner, J. M., Nilsen, E. B., & Andreassen, H. P. (2007). Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores: Review. *Conservation Biology*, 21(1), 36–47. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00591.x
- Montiglio, P.-O., Dammhahn, M., Dubuc Messier, G., & Réale, D. (2018). The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72, 116. doi:10.1007/s00265-018-2526-2
- Olsen, Esben M., Heino, M., Lilly, G. R., Morgan, M. J., Brattey, J., Ernande, B., & Dieckmann, U. (2004). Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, 428(6986), 932–935. doi:10.1038/nature02430
- Olsen, Esben Moland, Heupel, M. R., Simpfendorfer, C. A., & Moland, E. (2012). Harvest selection on Atlantic cod behavioral traits: Implications for spatial management. *Ecology and Evolution*, 2(7), 1549–1562. doi:10.1002/ece3.244
- Ovegard, M., Berndt, K., & Lunneryd, S.-G. (2012). Condition indices of Atlantic cod (*Gadus morhua*) biased by capturing method. *ICES Journal of Marine Science*, 69(10), 1781–1788. doi:10.1093/icesjms/fss145
- Palkovacs, E. P., Moritsch, M. M., Contolini, G. M., & Pelletier, F. (2018). Ecology of harvest-driven trait changes and implications for ecosystem management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16(1), 20–28. doi:10.1002/fee.1743
- Pelletier, F., Festa-Bianchet, M., & Jorgenson, J. T. (2012). Data from selective harvests underestimate temporal trends in quantitative traits. *Biology Letters*, 8(5), 878–881. doi:10.1098/rsbl.2011.1207

- Pigeon, G., Festa-Bianchet, M., Coltman, D. W., & Pelletier, F. (2016). Intense selective hunting leads to artificial evolution in horn size. *Evolutionary Applications*, 9(4), 521–530. doi:10.1111/eva.12358
- Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L., & Brooks, T. M. (1995). The Future of Biodiversity. *Science*, 269(5222), 347–350. doi:10.1126/science.269.5222.347
- Poirier, M.-A., & Festa-Bianchet, M. (2018). Social integration and acclimation of translocated bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *Biological Conservation*, 218, 1–9. doi:10.1016/j.biocon.2017.11.031
- Poissant, J., Réale, D., Martin, J. G. A., Festa-Bianchet, M., & Coltman, D. W. (2013). A quantitative trait locus analysis of personality in wild bighorn sheep. *Ecology and Evolution*, 3(3), 474–481. doi:10.1002/ece3.468
- Proaktor, G., Coulson, T., & Milner-Gulland, E. J. (2007). Evolutionary responses to harvesting in ungulates. *Journal of Animal Ecology*, 76(4), 669–678. doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01244.x
- Réale, D., & Festa-Bianchet, M. (2003). Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*, 65(3), 463–470. doi:10.1006/anbe.2003.2100
- Réale, D., Gallant, B. Y., Leblanc, M., & Festa-Bianchet, M. (2000). Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, 60(5), 589–597. doi:10.1006/anbe.2000.1530
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P.-O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560), 4051–4063. doi:10.1098/rstb.2010.0208

- Réale, D., Martin, J. G. A., Coltman, D. W., Poissant, J., & Festa-bianchet, M. (2009). Male personality, life-history strategies and reproductive success in a promiscuous mammal. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(8), 1599–1607. doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01781.x
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291–318. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x
- Rouyer, T., Sadykov, A., Ohlberger, J., & Stenseth, N. C. (2012). Does increasing mortality change the response of fish populations to environmental fluctuations? *Ecology Letters*, 15(7), 658–665. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01781.x
- Royauté, R., Berdal, M. A., Garrison, C. R., & Dochtermann, N. A. (2018). Paceless life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72: 64. doi:10.1007/s00265-018-2472-z
- Sasaki, K., Fox, S. F., & Duvall, D. (2009). Rapid evolution in the wild: Changes in body size, life-history traits, and behavior in hunted populations of the Japanese mamushi snake. *Conservation Biology*, 23(1), 93–102. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.01067.x
- Sharpe, D. M. T., & Hendry, A. P. (2009). Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. *Evolutionary Applications*, 2(3), 260–275. doi:10.1111/j.1752-4571.2009.00080.x
- Shipley, B. (2016). *Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference with R* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(7), 372–378. doi:10.1016/j.tree.2004.04.009

- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., & Pruitt, J. (2012). Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, *15*(3), 278–289. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01731.x
- Stamps, J. A. (2007). Growth-mortality tradeoffs and “personality traits” in animals. *Ecology Letters*, *10*(5), 355–363. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x
- Sullivan, A. P., Bird, D. W., & Perry, G. H. (2017). Human behaviour as a long-term ecological driver of non-human evolution. *Nature Ecology & Evolution*, *1*(3), 0065. doi:10.1038/s41559-016-0065
- Swain, D. P., Sinclair, A. F., & Hanson, J. M. (2007). Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1613), 1015–1022. doi:10.1098/rspb.2006.0275
- Tsuboi, J., Morita, K., Klefoth, T., Endou, S., & Arlinghaus, R. (2016). Behaviour-mediated alteration of positively size-dependent vulnerability to angling in response to historical fishing pressure in a freshwater salmonid. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *73*(3), 461–468. doi:10.1139/cjfas-2014-0571
- Uusi-Heikkilä, S., Whiteley, A. R., Kuparinen, A., Matsumura, S., Venturelli, P. A., Wolter, C., Slate, J., Primmer, C. R., Meinelt, T., Killen, S. S., Bierbach, D., Polverino, G., Ludwig, A. & Arlinghaus, R. (2015). The evolutionary legacy of size-selective harvesting extends from genes to populations. *Evolutionary Applications*, *8*(6), 597–620. doi:10.1111/eva.12268
- Uusi-Heikkilä, S., Wolter, C., Klefoth, T., & Arlinghaus, R. (2008). A behavioral perspective on fishing-induced evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *23*(8), 419–421. doi:10.1016/j.tree.2008.04.006
- Walsh, M. R., Munch, S. B., Chiba, S., & Conover, D. O. (2006). Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. *Ecology Letters*, *9*(2), 142–148. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00858.x

- WWF. (2018). *Living planet report - 2018: Aiming higher*. (M. Grooten & R. E. A. Almond, Eds.). Gland, Switzerland. doi:10.1002/9780470976401.ch5
- Zedrosser, A., Steyaert, S. M. J. G., Gossow, H., & Swenson, J. E. (2011). Brown bear conservation and the ghost of persecution past. *Biological Conservation*, 144(9), 2163–2170. doi:10.1016/j.biocon.2011.05.005

